



TITLE:

# ヒメギスのふ化時刻決定機構に関する研究( Dissertation\_全文 )

AUTHOR(S):

新井, 哲夫

---

CITATION:

新井, 哲夫. ヒメギスのふ化時刻決定機構に関する研究. 京都大学, 1985, 農学博士

ISSUE DATE:

1985-01-23

URL:

<https://doi.org/10.14989/doctor.r5510>

RIGHT:

新 創
農
404
京大附図

# ヒメギスのふ化時刻決定機構に関する研究

新 井 哲 夫

1984

ヒメギスのふ化時刻決定機構  
に関する研究

新井哲夫

1984

## 目 次

1. 緒 言	— 1
2. 材料および一般的方法	— 7
2.1 材料	— 7
2.2 採卵方法	— 7
2.3 卵の保存	— 7
2.4 環境条件の調節	— 8
2.5 調査方法	— 9
3. 自然に似た条件下でのふ化時刻	— 11
3.1 実験方法	— 11
3.2 結果	— 13
3.3 考察	— 15
4. ふ化を誘導する測時機構と光周期 の関係	— 17
4.1 実験方法	— 17
4.2 結果	— 18



4.2.1	光周期の影響	— 18
4.2.2	内因性リズムが関与して いるか	— 23
4.2.3	非24時間光周期の影響	— 29
4.2.4	明→暗信号とふ化時刻の 関係	— 39
4.2.5	暗→明信号とふ化時刻の 関係	— 52
4.2.6	照度の影響	— 66
4.2.7	ふ化率	— 74
4.3	考察	— 79
4.3.1	サーカディアンリズムの 関与について	— 79
4.3.2	暗期における暗→明信号 にたいする反応	— 80
5.	ふ化を誘導する測時機構と温度周 期の関係	— 85
5.1	実験方法	— 86
5.2	結果	— 87

5.2.1	温度周期の影響	— 87
5.2.2	内因性リズムが関与して いるか	— 97
5.2.3	非24時間温度周期の影響	— 108
5.2.4	温度低下信号とふ化時刻 の関係	— 114
5.2.4.1	温度低下単一信号の 影響	— 114
5.2.4.2	2回の温度低下信号 の影響	— 122
5.2.4.3	いろいろな長さの低 温パルスの影響	— 131
5.2.4.4	温度低下後の高温パ ルスの影響	— 133
5.2.4.5	温度の短周期の影響	— 140
5.2.4.6	いろいろな温度の低 温パルスの影響	— 143
5.2.4.7	低温パルス後の温度 の影響	— 149

5.2.5	温度上昇信号とふ化時刻 の関係	— 151
5.2.6	照度の影響	— 167
5.2.7	ふ化率	— 168
5.3	考察	— 177
5.3.1	サーカディアンリズムの 関与について	— 177
5.3.2	低温相における温度上昇 にたいする反応	— 178
6.	光と温度の組み合わせの影響	— 183
6.1	実験方法	— 183
6.2	結果	— 183
6.2.1	光周期と温度周期の組み 合わせ	— 183
6.2.2	内因性リズムが関与して いるか	— 191
6.2.3	周期と単一信号の組み合 わせ	— 210

6.2.4	2つの単一信号の組み合わせ	— 221
6.2.5	ふ化率	— 230
6.3	考察	— 232
6.3.1	光および温度の相互作用 信号	— 232
6.3.2	明期における温度上昇お よび高温相における暗→ 明信号にたいする反応	— 235
6.3.3	暗期における温度上昇お よび低温相における暗→ 明信号にたいする反応	— 236
7.	ふ化行動の解発	— 239
7.1	実験方法	— 239
7.2	結果	— 240
7.2.1	暗→明信号刺激によるふ 化の解発	— 240
7.2.2	温度上昇刺激によるふ化 の解発	— 247

7.3	考察	— 248
7.3.1	ふ化行動解発の可逆性	— 248
7.3.2	測時反応とふ化行動との 関連性	— 249
8.	総合考察	— 253
8.1	生物時計の適応的意義	— 253
8.2	ヒメギスの測時反応の特性	— 259
8.2.1	サーカディアンリズムと の関係	— 259
8.2.2	光または温度の信号によ って始動する測時反応	— 262
8.2.3	暗→明と温度上昇、明→ 暗と温度低下信号の類似 性	— 267
9.	摘要	— 269
10.	引用文献	— 278

## 1. 緒言

昆虫のいろいろな行動の時刻が光周期によって決定されるという報告は非常に多い。しかし、ふ化に関する研究は比較的少なく、ヒメギス Metrioptera hime (Arai, 1977, 1979 b, c) のほか、ナナフシの一種 Carausius (Dixippus) morosus (Kalmus, 1938)、カイコ Bombyx mori (Tanaka, 1961)、ヒトリガ科 Halisidota argentata, Nepytia phantasmaria (Edwards, 1964)、キジラミ Cardiaphina densitexta (White, 1968)、ワタアカミムシ Pectinophora gossypiella (Minis and Pittendrigh, 1968)、サクサン Antheraea pernyi (Ridiford and Johnson, 1971)、カ Mansonia titillans (Nayar et al., 1973)、キリギリス Gampsocleis buergeri (Arai, 1979 a) についての報告がある程度である。そのほか、コバネヒメギス Chizuella bonneti、タイワンエンマコオロギ Teleogryllus taiwanemma、ヒメクサキリ Homorocoryphus jezoensis、ヘイケボタル



Luciola lateralis のふ化時刻が光周期の影響を受けることが知られている（新井，未発表）。

カイコのふ化時刻の決定には体内リズムが関与するが、系統によってふ化リズムの持続性や、周期の長さが異なっている（Tanaka, 1961）。キジウミの一種では、光周期がある条件下では暗→明後に多数がふ化し、明暗周期後に全明に移すと、約24時間の周期でふ化がみられた（White, 1968）。ワタアカミムシ（Minis and Pittendrigh, 1968）やカノ一種（Nayar et al., 1973）のふ化時刻の決定にも体内リズムが関与している。キリギリス（Arai, 1979 a）ではふ化リズムの持続は認められなかったが、同じ科のヒメクサキリ（新井，未発表）では、明暗周期から全暗または全明に移した場合、約24時間の周期でふ化リズムが持続した。

ヒメギスのふ化時刻は、光周期や温度周期によって決められ、光や温度の信号によって始動する刻時反応の存在が示唆された（Arai,

1977, 1979 b, c)。しかし、その測時反応には内因リズムの関与が認められなかった。周期条件から恒常条件に移すとふ化リズムは消え、周期条件の位相をずらすとすぐに新しい周期に同調してふ化する。

ヒメギスのふ化時刻の決定における測時機構の性質をよりくわしく分析し、その生態的意義を明らかにするのがこの研究の目的である。ヒメギスを材料としたのは、ふ化が夜明け頃に限定されることを偶然発見し、さらに光や温度の信号にたいする反応がはっきりしていることを知ったからである。

生物をとりまく環境には、24時間の周期があり、いろいろな生物現象がこれに同調している。その背後にはサーカディアン系が作用していることが多くの生物において知られている (Aschoff, 1960; Bünning, 1973; Sweeney, 1973; 千葉, 1975; Palmer, 1976; Saunders, 1977, 1982; Beck, 1980)。ヒメギスのふ化時刻の決定にもサーカディアン

リズムが関与しているのであろうか。この疑問をとくために、周期条件から恒常条件に移した場合のリズムの持続性、環境周期の変化に応じて現われる共鳴効果、環境の位相変位にたいする反応などの分析を中心として、いろいろな実験を行った。また測時反応の作動様式を知るために、時刻情報を与える光と温度の刺激をいろいろに組み合わせる実験を行った。ふ化時刻を決定する信号は、ふ化行動を直接解発する刺激ともなるので (Arai, 1977, 1979 b, c), ふ化行動の解発と測時反応との関連についても言及した。

生物時計に関する研究は、諸外国特に欧米でさかんで、今世紀初頭から多方面の研究がなされている。日本では、生物の活動リズムについての報告は多いが、生物時計に焦点をあてた研究は少なく、森 (1943 a, b; 1944 a, b, c, d, e; 1945; 1947; 1948; 1949; 1950; 1956; 1957; 1960; 1973) によるウミサボテン Cavernularia obesa の一連の研究が

本格的な最初の仕事である。最近、基礎分野では、時計の存在場所の追求や時間情報の伝達経路に関する研究、応用面では、健康管理や医療への応用のための研究や害虫防除への応用のための研究がめだってきた。このことは、周期的に変動する環境と生物の周期性との関連性を、当然のこととして経験的にとらえるのではなく、生物の環境にたいする適応の結果であり、人間を含めて生物の生存にとって重要であるという認識の結果であると考えられる。

本研究を行うにあたり、弘前大学農学部正木進三教授からは、終始懇切なるご指導とご検討を賜り、ご校閲をいただき、心からうのはげましをいただいた。また弘前大学農学部安藤喜一助教授からは、実験を遂行するうえで、いろいろとご配慮とはげましをいただいた。本論文をまとめるにあたっては、京都大学農学部久野英二教授にご校閲の労をとっていただいた。また故巖俊一博士（前京都大学農学

部教授) には、生前いろいろとご配慮をいただいた。これらの方々に深く感謝の意を表する。

## 2. 材料および一般的方法

### 2.1 材料

1972～1982年の研究期間中、毎年7～8月、ヒメギスの成虫を弘前市内で採集し、実験室内で飼育、採卵した。餌としては、昆虫用飼料（オリエンタル酵母K・K）とニンジン、キュウリ、タマネギ等を与えた。

### 2.2 採卵方法

直径9cm、高さ1.5cmのシャーレに、湿った脱脂綿をしきつめ、産卵場所とした。脱脂綿は、毎日または1日おきに取り替えた。

### 2.3 卵の保存

脱脂綿から卵を取り出し、直径12cm、高さ2.8cmのシャーレ内の湿ったろ紙上に卵を



置き、乾燥しないように時々水を与えた。ヒメギスは年1化で卵期に休眠して越冬する。ふ化にはあらかじめ低温処理が必要だが、胚子の発育にたいする低温効果の調査結果にもとづいて、次のように処理した。

産卵後9～10週間25℃に保った後、低温（7.5℃）に移した。18～20週間以上の低温処理後に実験に使用した。産卵後実験開始までの光条件は全暗とした。

## 2.4 環境条件の調節

温度は、恒温室または恒温器でコントロールした。明期の光源は10Wの昼光色蛍光灯（東芝）を用いた。照度に関する実験をのぞいて、明期中の照度は卵のおかれた場所で約400 luxであった。湿ったろ紙上に卵を置いたため、湿度は100%と思われる。実験中の卵は、原則として直径12 cm、高さ2.8 cmのシャーレ内の湿ったろ紙上に1卵ずつはなして

なうべた。各シャーレ内の卵数は、50、70または80であった。

## 2.5 調査方法

ふ化数の調査はすべて肉眼でおこなった。調査間隔は、点燈（暗→明）の影響に関する実験では5分としたが、それ以外は2時間とした。調査時にふ化中の場合、頭頂部が卵殻より少しでも出ていればふ化とみなした。暗期中の観察には懐中電燈に赤色フィルター（Kenko Optical Filter SR 64）をかぶせ、その上にさらに赤色セロファンおよび赤色テープをはりつけ、非常に弱い赤色光を用いた。1回の調査所要時間は、1シャーレ当り3秒（ふ化幼虫を取り出す場合でも10秒）以内であった。実験結果をみると、この程度の光の照射は、ヒメギスのふ化時刻の決定に影響しないと考えられた。

以下の本文中では、次のような記号を使用する。全暗は DD、全明は LL、光周期は、例えば 12 時間明：12 時間暗を 12L:12D、暗→明を L-on、明→暗を L-off とする。2 回の明→暗の信号が与えられる処理では、第 1 の明→暗を  $L_1$ -off、第 2 のそれを  $L_2$ -off とする。2 回の温度低下信号が与えられる処理では、第 1 の温度低下を  $T_1$ -fall、第 2 のそれを  $T_2$ -fall とする。

### 3. 自然に似た条件下でのふ化時刻

多くの昆虫のいろいろな行動が、1日のうちの定まった時間帯に見られることは、多数報告されている。行動時刻の決定要因や生態的意義を知るためには、まず自然またはそれに近い条件下での観察が必要である。

ヒメギスの産卵管の形態や実験室内での産卵行動の観察から、卵は土中または草の根元に産まれると考えられる。その深さはせいぜい地表から1~3 cm程度であろう。その程度では、自然界における明暗の日周期変動はもちろん、温度の日周期変動も卵に影響する可能性がある。そこで、明暗と温度が日周期的に変動する自然に近い条件下で、ヒメギスのふ化時刻を調べた。

#### 3.1 実験方法

シャーレ内の湿ったろ紙上に卵を置き、そ

れを光と温度の条件が日周期的に変動する実験室内に保ち、ふ化時刻を調べた。実験は1974年3月下旬から4月上旬に行った。この期間には、8時半頃から16時頃まで室内にチームが入り、12～14時頃に27～28℃の最高温度を記録した。4～6時頃には16～18℃の最低温度となった。この温度変化は、自然状態でのヒメギスのふ化時期（弘前では4月下旬から5月）とくらべると全般的に高く、特に最低温度は野外ではこれよりもずっと低い。しかし、光条件も温度も日周期的に変化する点では、自然条件に似た条件である。

ふ化した個体が未ふ化の卵に接触して機械的刺激を与え、それによってふ化行動が解発される可能性があるかどうかを知るために、1つのシャーレに50卵を入れた場合と、直径2cm、高さ3.5cmのプラスチックチューブ内に1卵ずつ分離した場合を比較した。また視覚刺激を除くために、この実験はDDで温度のみが日周期的に変動する条件で行った。

### 3.2 結果

ふ化は約10日間続いたが、図1には奥駿期間中の同じ時間帯にふ化した個体を合計して示した。明暗と温度の日周期があった場合、日の出頃に約88%がふ化した(図1—A)。

DDで温度の日周期のみが与えられた場合、卵を単離してもしなくても、温度が上昇する頃、すなわち日の出後2時間半頃にふ化のピークがみられた(図1—B, C)。このことは、温度周期のみによってもふ化時刻が決まること、他の個体による機械的刺激はふ化に影響しないことを示している。

明暗と温度の両方の日周期が与えられた場合と、DDで温度の日周期のみが与えられた場合を比較すると、ふ化の集中程度は前者の方が高い。このことから、ふ化時刻の決定に明暗と温度周期の両方が関与しており、またそれらは、ふ化時刻決定の精度にも影響すると考えられる。



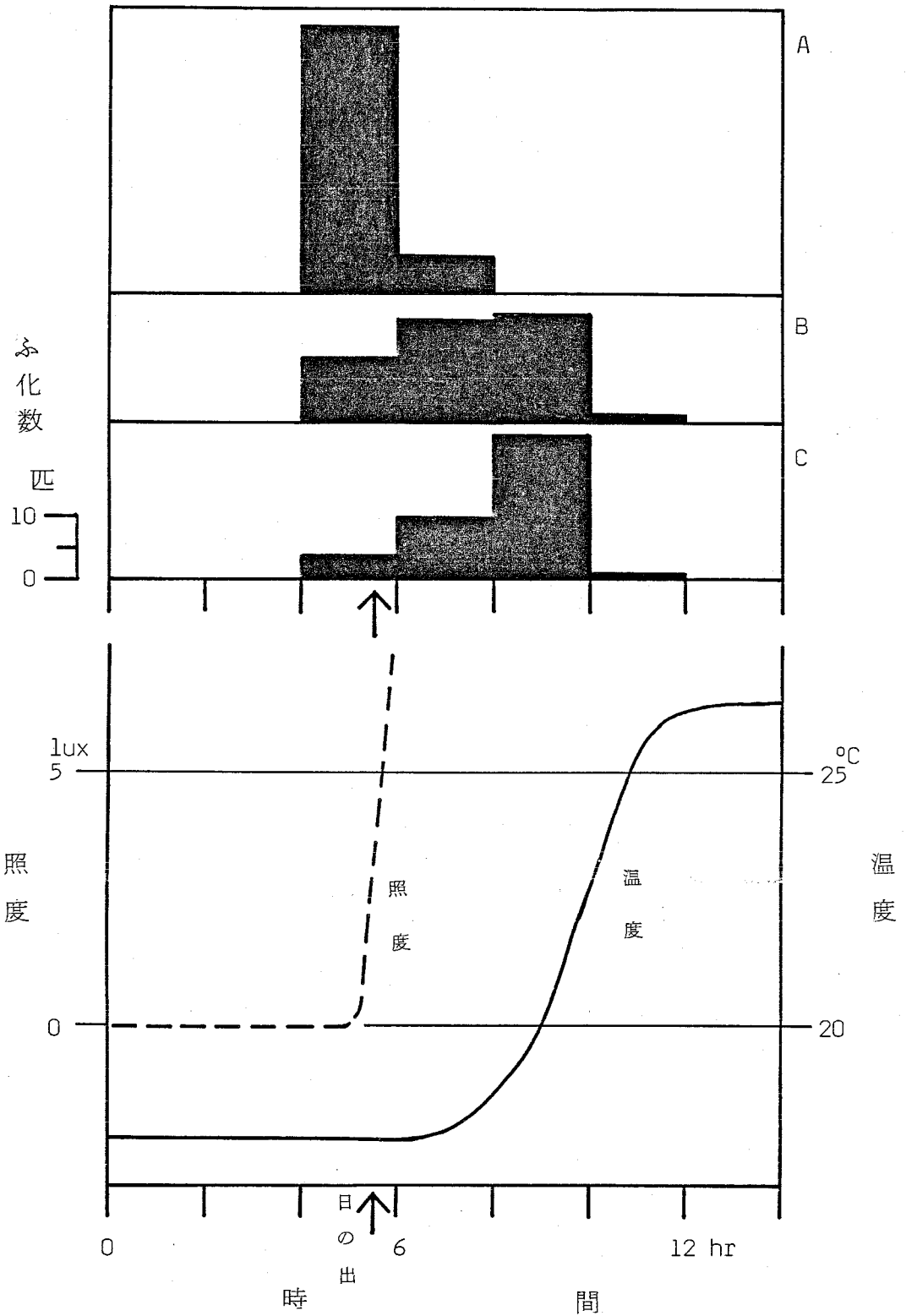


図1 自然に似た条件におけるふ化時刻。1処理50卵。  
 A: 光・温度ともに自然に似た条件。  
 B・C: 全暗黒で温度は自然に似た条件。  
 A・B: 50卵を同一シャーレ上に保つ。  
 C: 1卵ずつ分離。

### 3.3 考察

自然に近い条件下におけるふ化時刻が、夜明け頃にみられることは、キジラミの一種 (White, 1968)、キリギリス (Arai, 1979 a)、コバネヒメギス (新井, 未発表) などで知られている。ウリハムシモドキ Atrachya menestriesi のふ化も、ばらつきは大きいながら夜明け頃にピークがみられる (新井, 未発表)。自然界において、湿度は夜明け頃が最も高くなる。ふ化したての幼虫は乾燥に非常に弱い。ため、この時間帯にふ化することは、表皮が硬化するまで乾燥の危険を防ぐのに非常に有効である。

ウスグロショウジョウバエ Drosophila pseudoobscura (Pittendrigh, 1958) の羽化においても同様のことが考えられている。ミカンコミバエ Dacus dorsalis (新井, 1975) やミバエの一種 Anastrepha ludens (McPail and Bliss, 1933) や Rhagoletis completa (Boyce,

1934) の幼虫のとが出し行動も夜明け頃にみられる。これらの昆虫は、果実からの脱出後に土中にもぐって蛹化する。地表面に露のおりる夜明け頃が土中にもぐるのに最も有利な時刻と考えられる。このように、湿度条件にたいする適応とみられる行動のタイミングが、湿度そのものの变化よりも明暗や温度の変化に依存して決定されている。ヒメギスの卵は土中に産まれ、ミカンコミバエの幼虫は果実の中で生活しているため、湿度はほぼ100%と考えられ、空気中の湿度の変化は時間信号とはなりえない。したがって、湿度変化の間接的な指標となる明暗や温度周期に反応して行動時刻を決定する適応機構が成立したのであろう。

#### 4. ふ化を誘導する測時機構と光周期の関係

ヒメギスのふ化時刻の決定には、光周期と温度周期の両方が関与している。そこで、ふ化時刻の決定にたいする光の信号の影響を調べるため、温度を一定にしていろいろな光条件の下でのふ化時刻を観察した。

##### 4.1 実験方法

明期には、光源（10W 昼光色蛍光灯）より40 cm 以上はなれた場所にシャーレをおいた。暗期には、黒のラシャ紙を2枚以上かさねて作った箱内にシャーレを移した。明期と暗期の温度差はなかった。明期と暗期とで空気の流れが変化し（暗期は暗箱中に密閉）、それがふ化時刻に影響する可能性があるかどうかを調べるため、明期に4面に透明なセロファン紙をはった箱にシャーレを入れた場合と、入れない場合を比較したが、差異はみられな

かった。明期の照度は、シャーレの蓋をろ紙とトレーシングペーパーでおおって調節した。照度は照度計（東京光電 ANA-100 型）で測定した。400 lux は透明なガラス板、100 lux はトレーシングペーパーを 5 枚、10 lux はろ紙 4 枚とトレーシングペーパーを 1 枚、1 lux はそれぞれ 8 枚と 4 枚で調節した。光の照射は上部のみからで、側面と底面は黒のラシャ紙でおおった。

## 4.2 結果

### 4.2.1 光周期の影響

25、20、15℃において、光周期とふ化時刻の関係を調べた。

25℃では、DD、12L:12D、LL の各処理においてほとんどふ化しなかった。しかし、図 97 および図 107 にみられるように、25℃、12L:12D では L-on の頃に少数ながらふ化する場合があ

った。

20℃では、2L:22D から 23L:1D の間のどの光周期でも、L-on 後2時間以内に明確なふ化のピークがみられた(図2)。特に 8L:16D から 20L:4D の間では、全ふ化数の67%以上が L-on 後2時間以内にふ化した。また暗期が12時間より長い処理区において、暗期が長くなるほど L-on 前のふ化個体が多くなり、ふ化のばらつきが大きくなる傾向があった。1L:23D から 4L:20D の間では、主として L-off 後8時間頃からふ化がはじまったが、このタイミングはそれほど明確ではなかった。一方、暗期が8時間より短い場合、暗期中にふ化はみられず、L-on 後2時間以内にふ化が集中したが、その後も明期中に少数ながらばらついてふ化がみられた。明期が長いほど明期中のふ化のばらつきは大きくなった。

15℃におけるふ化のパターンは、基本的には20℃とほぼ同じ傾向を示したが、細部においてやや異なっていた(図3)。L-on 後2時



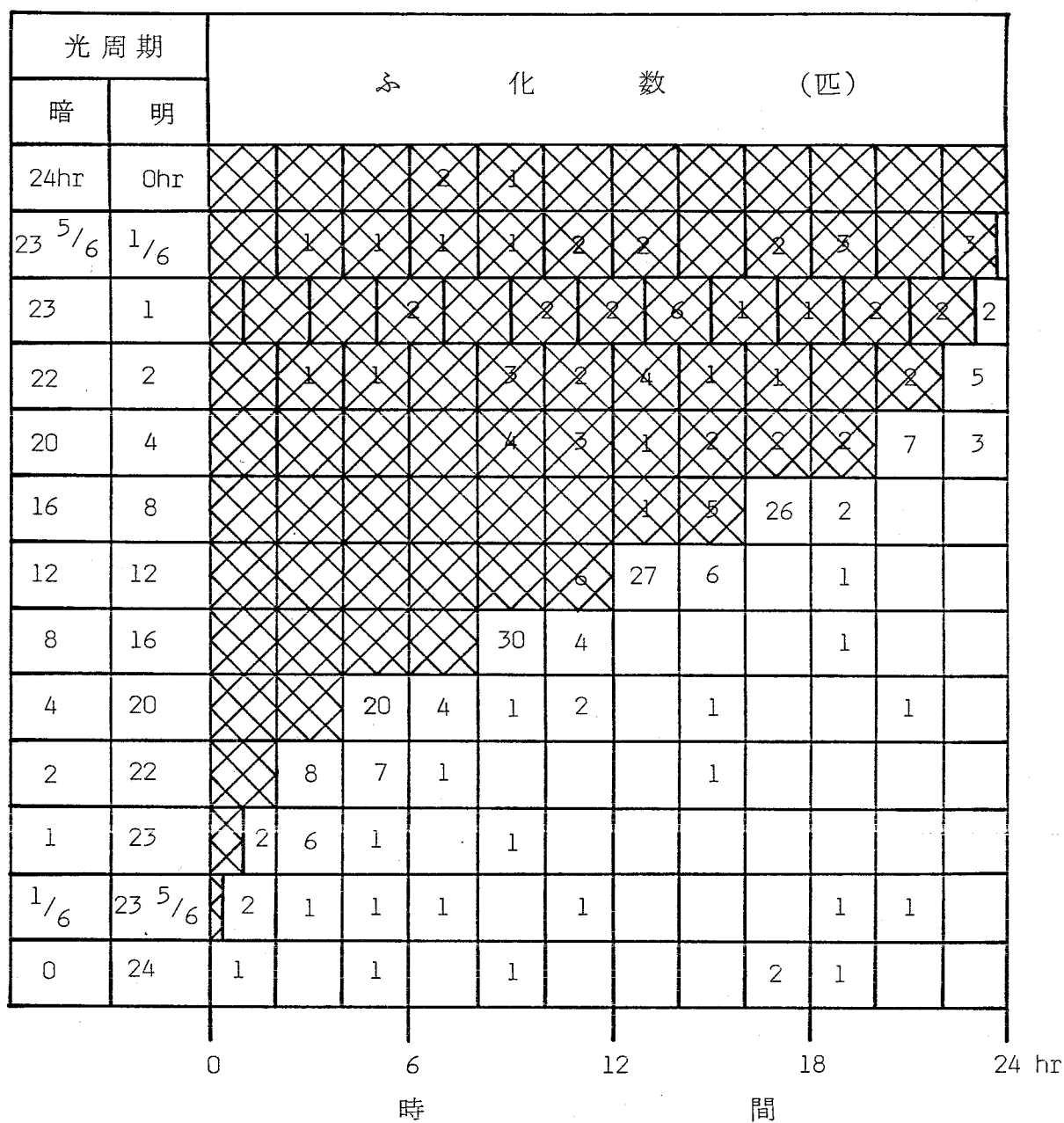


図2    いろいろな光周期の下におけるふ化パターン(20°C).  
 1 処理 50卵.  
 □ : 明期.    : 暗期.

光 周 期		ふ 化 数 (匹)												
暗	明													
24hr	0hr	2	3	6	4	6	6	7	5	2	3	3		
23 <sup>5</sup> / <sub>6</sub>	1/6	4		1	1	4	4	5	10	8	5	2	2	1
23	1	8	2		1			2	6	5	2	2	2	18
22	2							1	5	4	4	1	2	31
20	4							1	2		4	41	1	
16	8								3	45				
12	12						1	43						
8	16					46	2		1					
4	20			39	6									
2	22		41	4				1		1		1		
1	23	11	29	3		1								
1/6	23 <sup>5</sup> / <sub>6</sub>	8	1	1	2	1		3	6	4	5	1	4	
0	24	1		3	5	3	3	2	3	3	2	3	3	
		0		6		12		18		24 hr				
		時 間												

図3    いろいろな光周期の下におけるふ化パターン (15°C).  
 1 処理 50 卵.  
 記号の説明は図2を参照.

間以内のふ化の集中程度は、どの光周期でも  $15^{\circ}\text{C}$  のほうが  $20^{\circ}\text{C}$  より高かった。明期の短い光周期におけるふ化のばらつきの程度も、 $15^{\circ}\text{C}$  のほうが  $20^{\circ}\text{C}$  より小さい。  $15^{\circ}\text{C}$  では、わずか10分の明期あるいは10分の暗期でもふ化時刻の決定には有効で、 $\frac{1}{6}\text{L} : 23\frac{5}{6}\text{D}$  では L-off 後14~16時間頃、 $23\frac{5}{6}\text{L} : \frac{1}{6}\text{D}$  では L-on 後2時間以内および14~18時間前後にふ化数が多かった。

$15^{\circ}\text{C}$  では、 $4\text{L} : 20\text{D}$  から  $22\text{L} : 2\text{D}$  の範囲内での L-on 後2時間以内のふ化率は、全ふ化数の70%をこえている。ふ化の集中度が高い光周期の範囲は、 $20^{\circ}\text{C}$  よりも広い。暗期が16時間よりも長くなると、暗期中のふ化数が多く、ばらつきも大きくなる。L-off 後14時間頃にふ化数がやや多くなる傾向がみられた。

このように、L-on 後2時間以内のふ化の集中は著しいが、L-on を予知しているかのように、その前にもふ化がみられる。したがって、ふ化は単に L-on にたいする直接の反応ではな

く、何らかの測時機構が関与していると考えられる。とくに明期の短い光周期において、2つのふ化のピークがみられており、ふ化時刻の決定に L-on と L-off の両方の信号が関与していると推察される。20℃と15℃におけるふ化の時間分布は、細部においてやや異なるが、ほぼ同様の傾向を示しており、測時機構の温度補償性を暗示している。

#### 4.2.2 内因性リズムが関与しているか

ヒメギスのふ化時刻の決定にサーカディアンリズムが関与しているかどうかを調べるため、15℃で 12L:12D の光周期を与えた後、DD または LL に移してふ化リズムの持続性を観察した。

12L:12D では大多数の卵が L-on 後 2 時間以内にふ化した (図 4-A)。実験開始後 DD に保つと、不規則にふ化した (図 4-E)。実験開始後 17 または 20 日目に 12L:12D から DD に

実験開始後

16日目

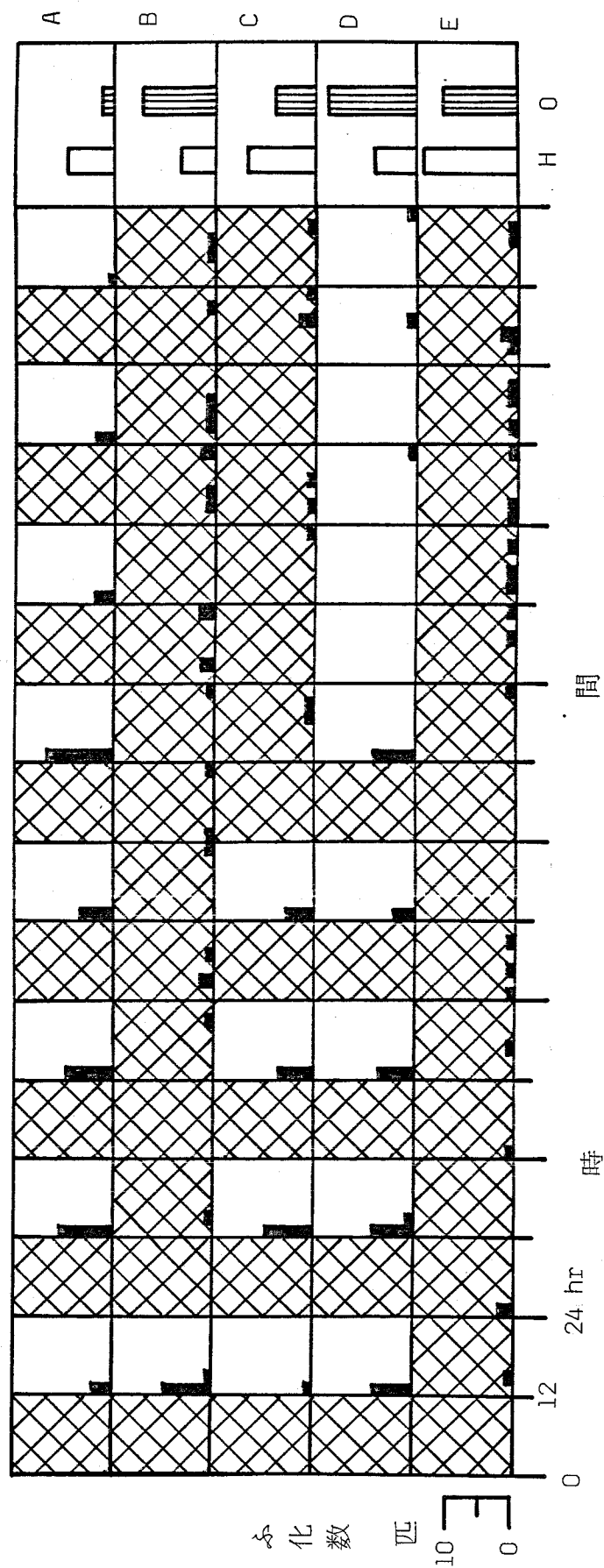


図4 体内リズムのテスト (15°C). 1 処理 50 卵.  
 A: 12L: 12D. B・C: 12L: 12D → DD. D: 12L: 12D → LL. E: DD  
 H: 実験開始後 24 時間以後の孵化数. 0: 死亡卵数. 他は図 2 を参照.

移すと、DD への移行後 14~22 時間の時間帯に少数ふ化した (図 4-B, C)。それから約 24 時間はほとんどふ化せず、その後にばらばらと不規則にふ化が続いた。同様の実験を何回かくりかえしたが、いつもほぼ同じ傾向であった。実験開始後 20 日目に 12L:12D から LL に移した場合にも、LL 移行後 24 時間以内にふ化はなく、その後に少数が不規則にふ化した (図 4-D)。

次に 15℃で 12L:12D の光周期を与えた後、暗期を 2~60 時間または明期を 2~36 時間延長し、再び 12L:12D にもどす実験をした。もし内因性のリズムが関与しているなら、新しい周期に同調してふ化するまでに移行相が観察されるはずである。ところが、明暗周期の位相変化の量にかかわらず、すぐに新しい周期に同調してふ化した (図 5, 6)。

以上のことから、ヒメギスのふ化時刻の決定にサーカディアンリズムが関与しているとは認められない。明暗の位相が途中で変化する

実験開始後

22日目

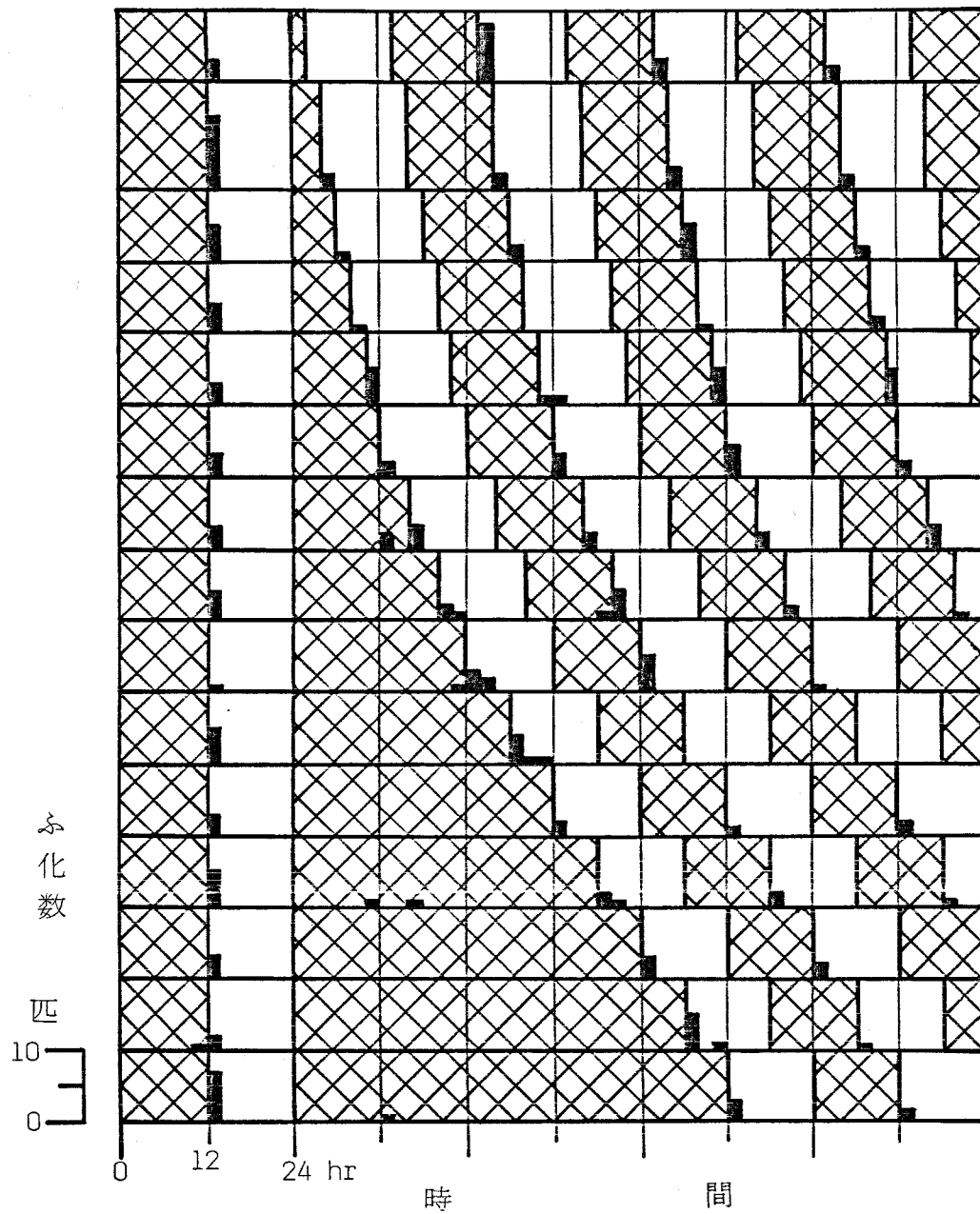


図5 ふ化時刻にたいする 12L:12D後の暗期の延長(2~60時間)による位相変位の影響(15°C). 1処理100卵.  
記号の説明は図2を参照.

実験開始後

18日目

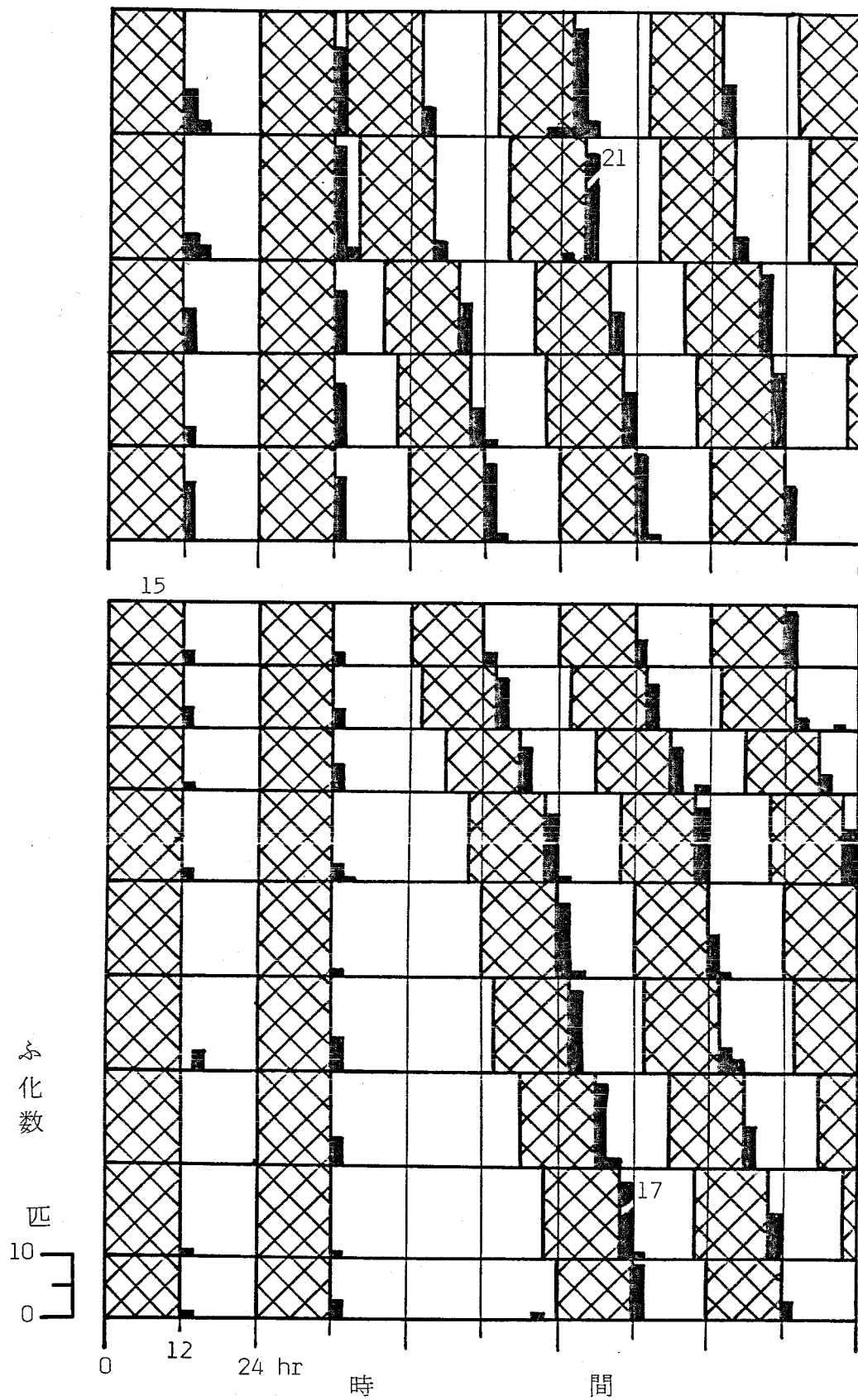


図6 ふ化時刻にたいする 12L:12D 後の明期の延長 (2~36 時間) による位相変位の影響 (15°C). 1 処理 50 卵. 記号の説明は図2を参照.



ると、すぐに新しい周期に同調することは、内因性のリズムの存在を否定する。たとえ存在したとしても、その持続性は非常に弱く、すぐに新しい環境周期によって位相調節されるものと考えられる。しかし、恒常条件への移行後、ふ化が抑制される時間帯がみられたのは、何らかの内因性リズムにたいする L-on または L-off 信号の欠除の効果によるのかも知れない。

図5および図6の最上段に示した2つの処理においては、明暗の位相変化はいずれも14時間である。しかし、12時間明—2時間暗の後の L-on ではふ化せず、2時間明—12時間暗の後の L-on ではふ化がみられた。このことは、ふ化に至る過程が単なる時間の関数として進行するものではなく、明期または暗期と結びついた機構が関与していることを示している。

#### 4.2.3 非24時間光周期の影響

12L:12D の下では、L-on 後 2 時間以内に明確なふ化のピークがみられ、正確に環境の 24 時間の周期に同調した。そこで、明期と暗期の長さの比を 1:1 とし、明期と暗期の合計時間 (T) をいろいろに変えて、ふ化の様子を調べた。図 7, 9 では  $T = 2 \sim 144$  時間の場合の反応を示し、図 8, 10 では T が 48 時間以下の範囲内での反応をさらに詳細に示した。

20℃ と 15℃ でふ化の集中度はやや異なるが、ほぼ同様の傾向が得られた。2L:2D ( $T = 4$ ) において、15℃ では明期中のふ化数が暗期中より多くなったが、20℃ では明期と暗期とでほぼ同数のふ化がみられ、どの時間帯にもふ化した (図 7-A, 図 9-A)。4L:4D ( $T = 8$ ) から 20L:20D ( $T = 40$ ) までの光周期では、ほとんどが L-on 後 2 時間以内およびその前後にふ化した (図 7-B~D, 図 8-A~I, 図 9-B~D, 図 10-A~J)。4L:4D

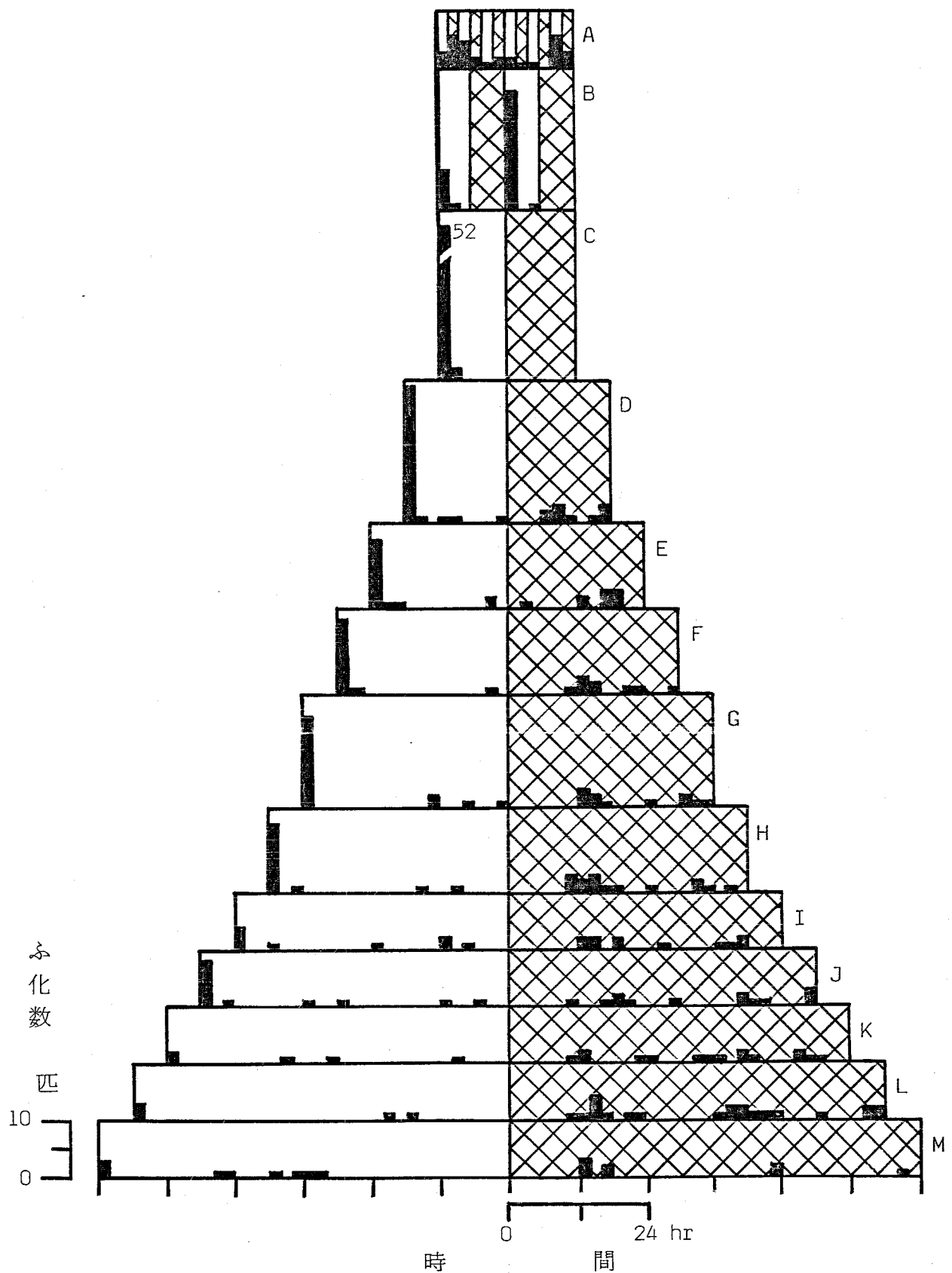


図7 孵化時刻にたいする非24時間光周期の影響 (20°C). 1処理80卵. A: 2L:2D. B: 6L:6D. C: 12L:12D. D: 18L:18D. E: 24L:24D. F: 30L:30D. G: 36L:36D. H: 42L:42D. I: 48L:48D. J: 54L:54D. K: 60L:60D. L: 66L:66D. M: 72L:72D. 他は図2を参照.

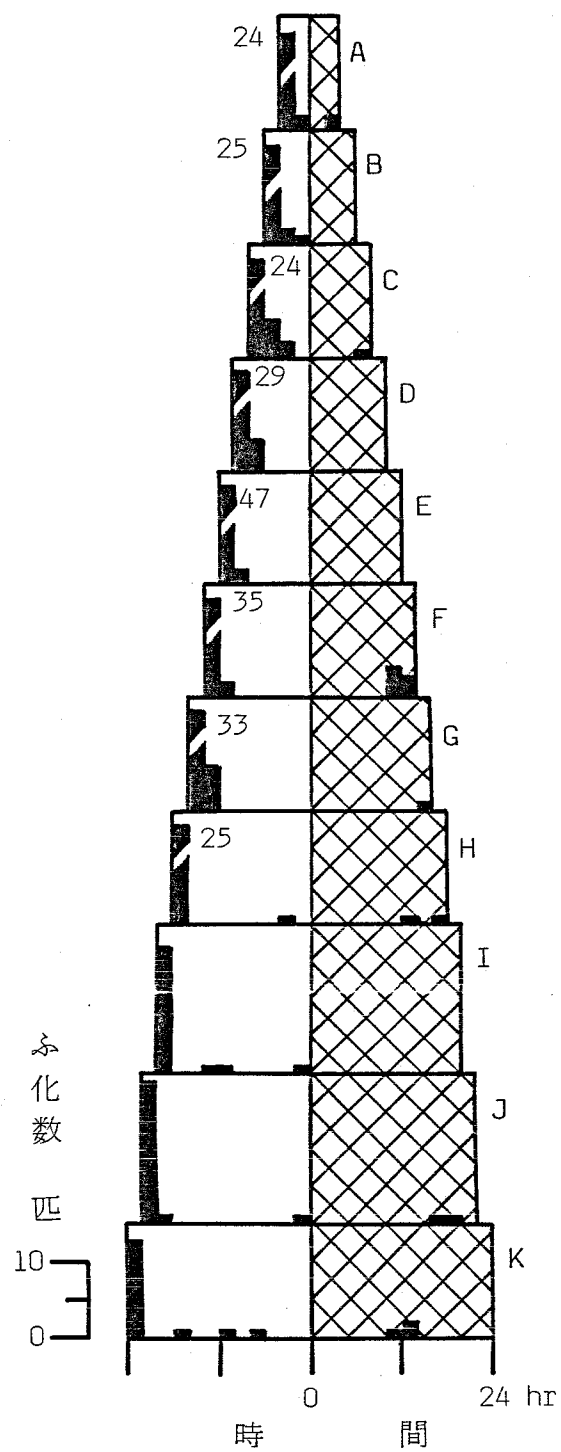


図8 孵化時刻にたいする等24時間光周期の影響 (20°C).  
1処理70卵.  
A: 4L: 4D. B: 6L: 6D. C: 8L: 8D. D: 10L: 10D.  
E: 12L: 12D. F: 14L: 14D. G: 16L: 16D. H: 18L: 18D.  
I: 20L: 20D. J: 22L: 22D. K: 24L: 24D.  
他は図2を参照.

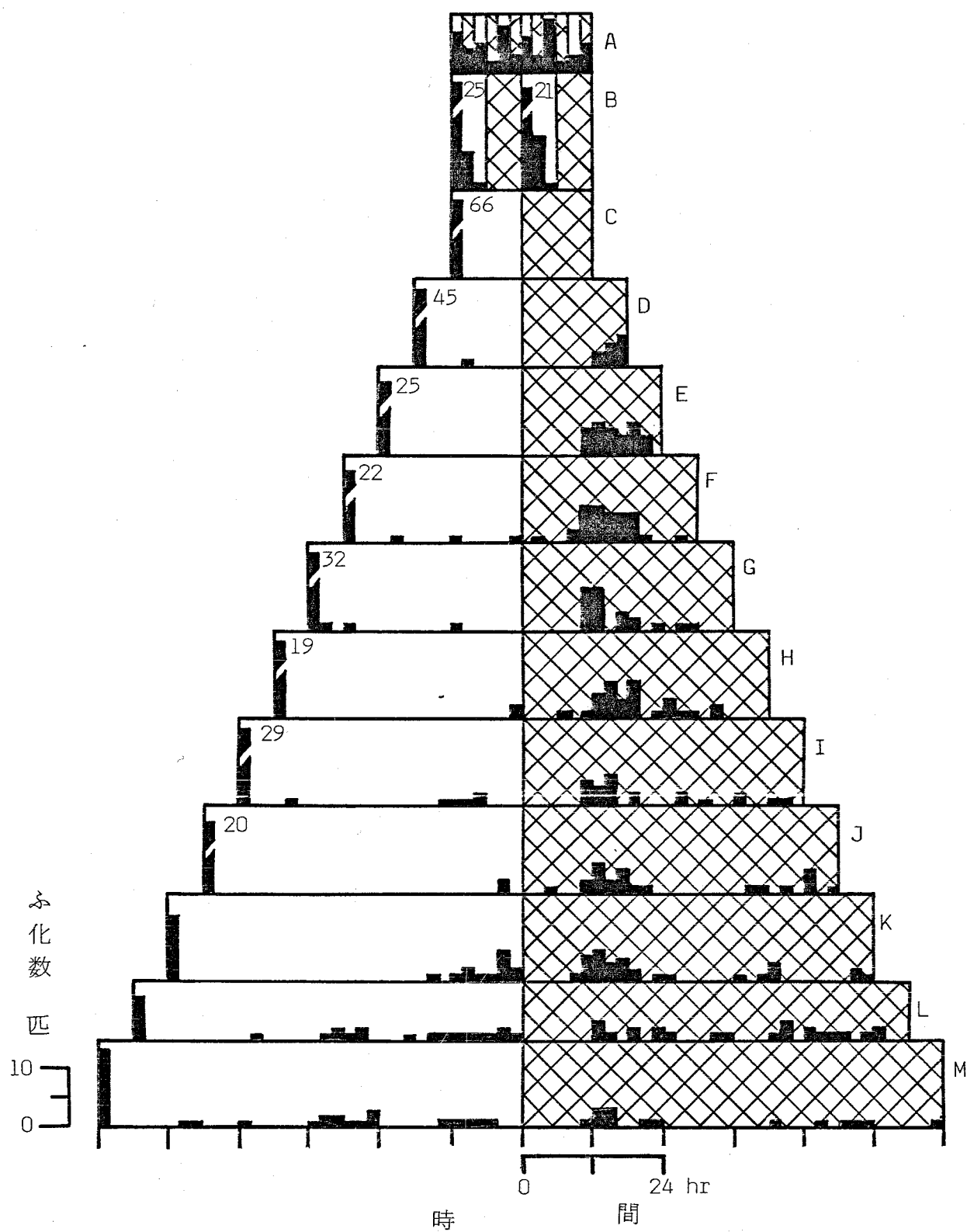


図9 孵化時刻にたいする非24時間光周期の影響<sup>15°C</sup>. 1処理80卵.  
記号の説明は図2.7を参照.

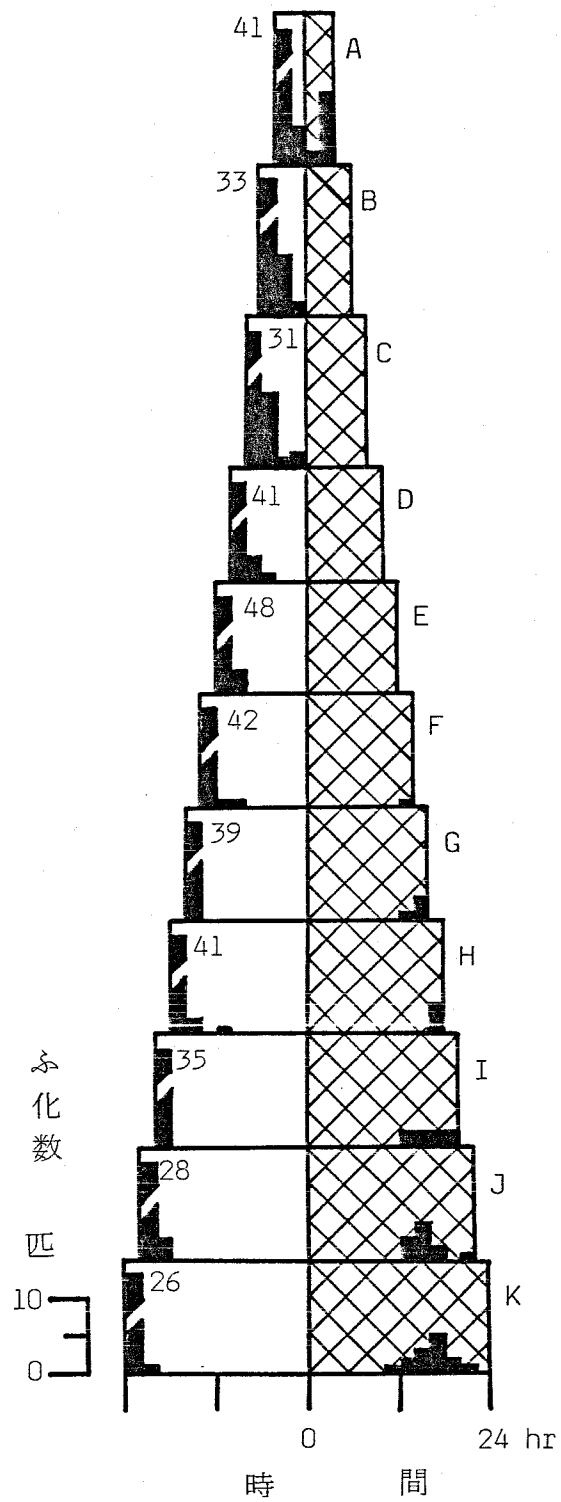
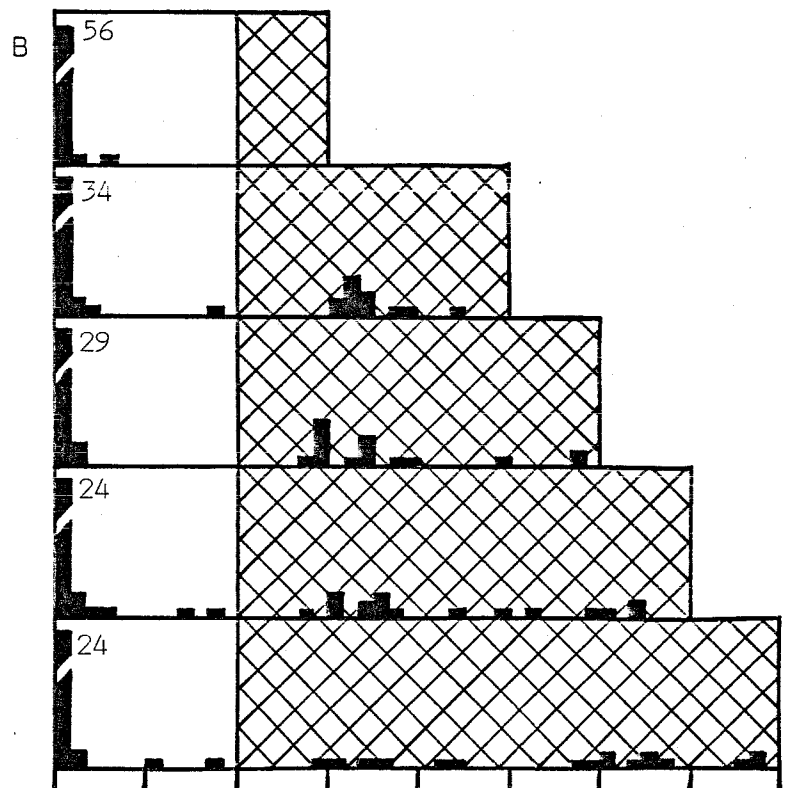
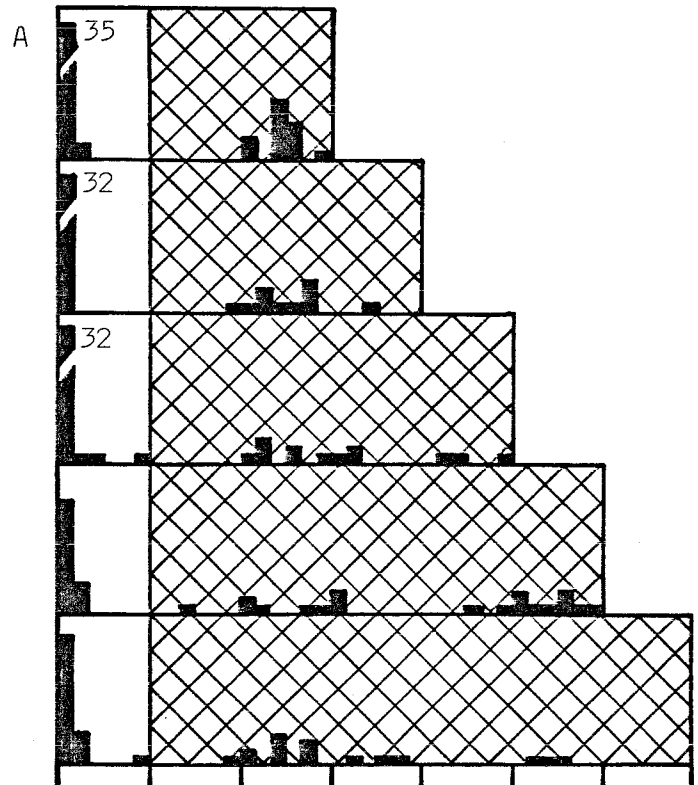


図10. ふ化時刻にたいする非24時間光周期の影響<sup>p</sup> (15°C).  
1処理70卵. 記号の説明は図2.8を参照.

や 6L:6D のように、T が 24 の約数であるような処理においても、ふ化のピークの間隔は 24 時間またはそれに近い周期でみられるのではなく、各サイクルごとに L-on の前後にふ化した。T が 44 時間より長くなると、L-on 後 2 時間以内にはふ化のピークが現われ、また L-off 14 ~ 16 時間以後にもふ化がみられた (図 7 - E ~ M, 図 8 - J, K, 図 9 - E ~ M, 図 10 - J, K)。L-off 後のふ化の集中度は、20℃では低いが 15℃ではやや高い。

次に 12, 24, 36, 48, 60 および 72 時間の明期と暗期をいろいろに組み合わせた光周期を与えてみた。もしふ化時刻の決定にサーカディアンリズムが関与しているなら、ふ化のピークは約 24 時間の周期で出現するはずである。

20℃, 15℃ともに明期および暗期の長さにかかわらず、L-on 後 2 時間以内および L-off 後 14 時間頃にはふ化のピークがみられたのみであった (図 11, 12)。明期または暗期が長い処理では、2 つの明確なピーク以外にもまばら





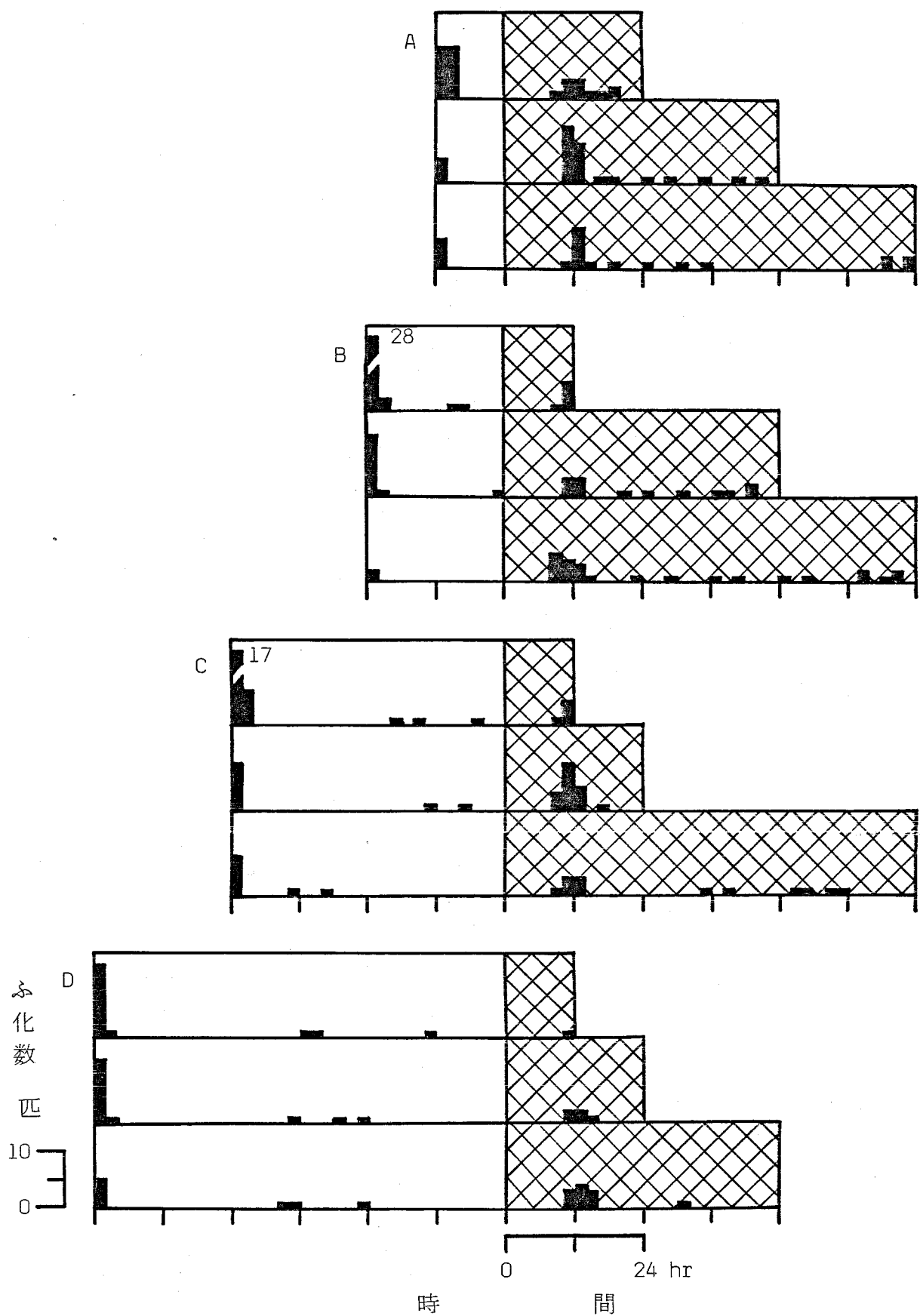
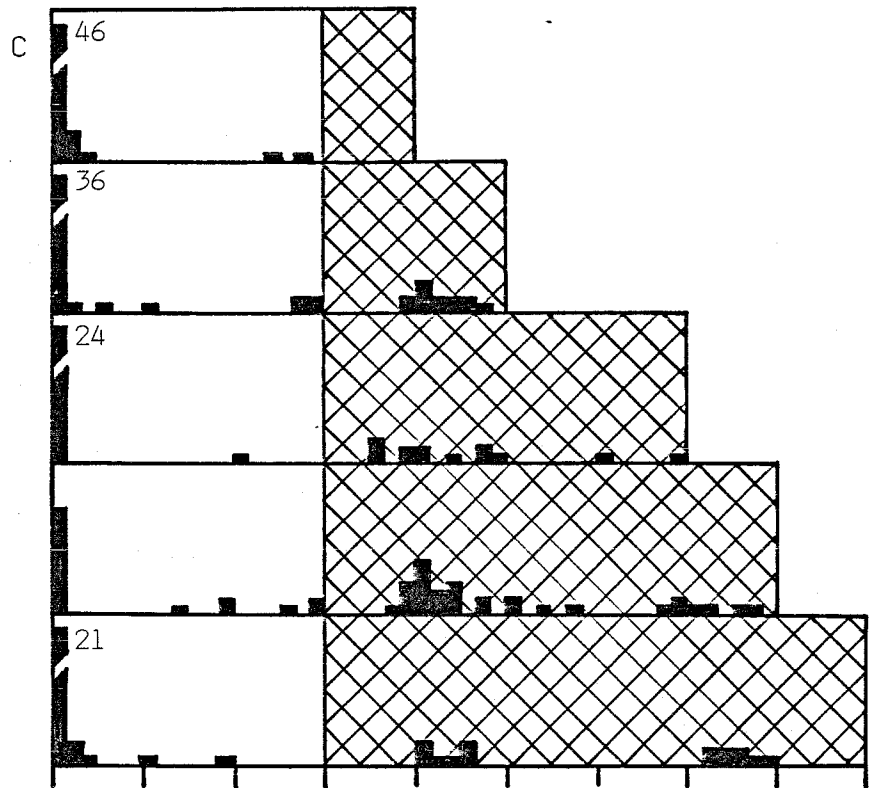


図11 孵化時刻にたいする非24時間光周期の影響 (20°C). 1処理70卵.  
 A: 12L: 24D. 48D. 72D.      B: 24L: 12D. 48D. 72D.  
 C: 48L: 12D. 24D. 72D.      D: 72L: 12D. 24D. 48D.  
 他は図2を参照.



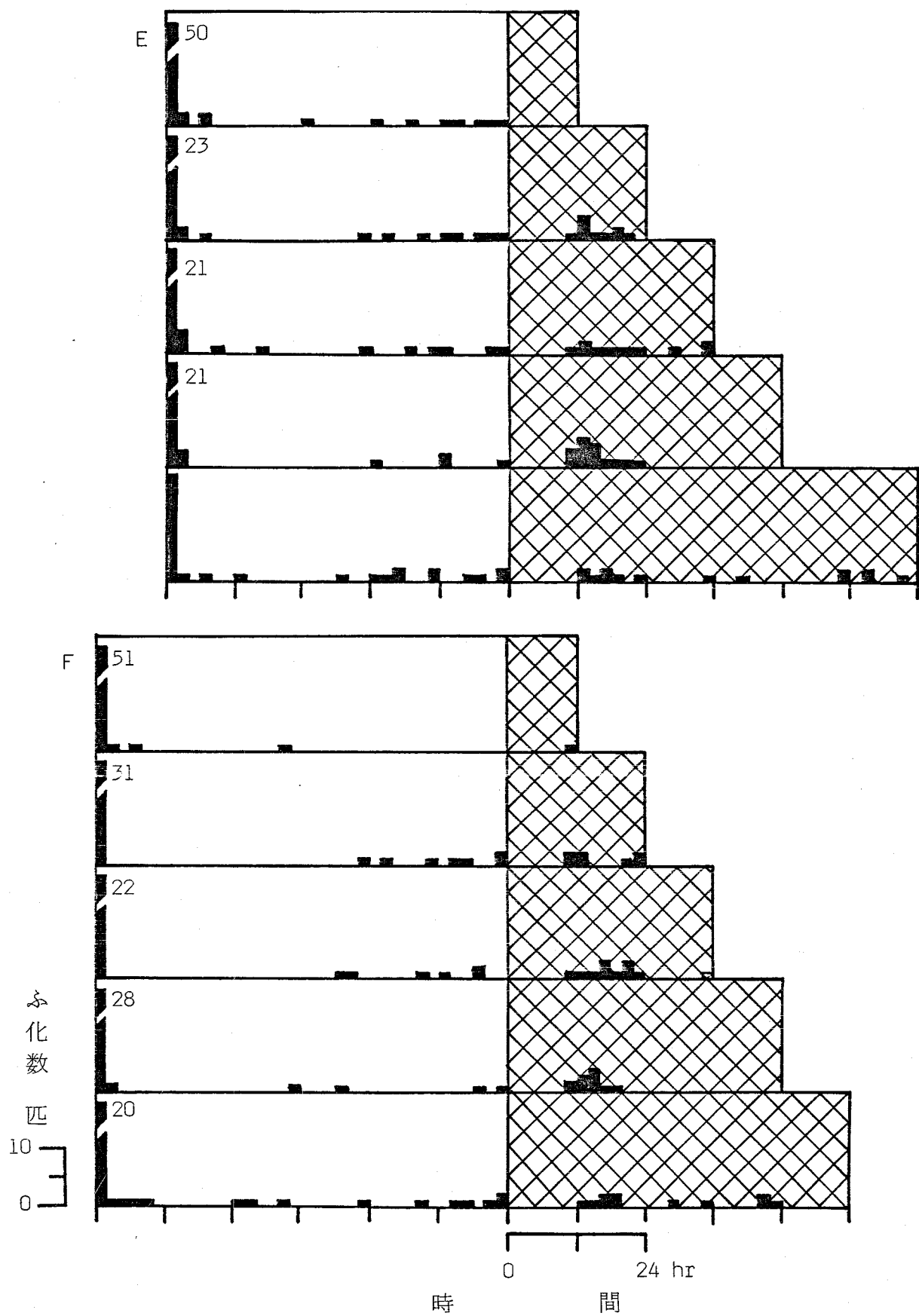


図12 ふ化時刻にたいする非24時間光周期の影響<sup>B</sup> (15°C). 1処理70卵.  
 A: 12L: 24D. 36D. 48D. 60D. 72D. B: 24L: 12D. 36D. 48D. 60D. 72D.  
 C: 36L: 12D. 24D. 48D. 60D. 72D. D: 48L: 12D. 24D. 36D. 60D. 72D.  
 E: 60L: 12D. 24D. 36D. 48D. 72D. F: 72L: 12D. 24D. 36D. 48D. 60D. 他は図2参照.

にふ化する個体がみられた。

次に明期を12時間、暗期を1～24時間（ $T = 13 \sim 36$  時間）としてふ化を調べた。12L:2D から12L:6Dの間の光周期では、L-on後2時間以内にふ化のピークがみられた（図13）。

12L:1D では、観察時間をL-on後1時間、それ以後2時間としたため、L-on後1～3時間にふ化のピークが示されているが、L-on直後にふ化した点では他と同様の結果である。暗期が14時間より長くなると、L-on前にもふ化がみられるようになる。12L:24D では、L-off後12～14時間に明瞭なピークが現われた。

以上の結果からも、ヒメギスのふ化時刻の決定にはサーカディアンリズムの関与は認められない。しかし、L-offおよびL-on信号によって始動する測時反応の存在が示唆された。

#### 4.2.4 明→暗信号とふ化時刻の関係

ふ化時刻の決定に関与するL-off信号の影響

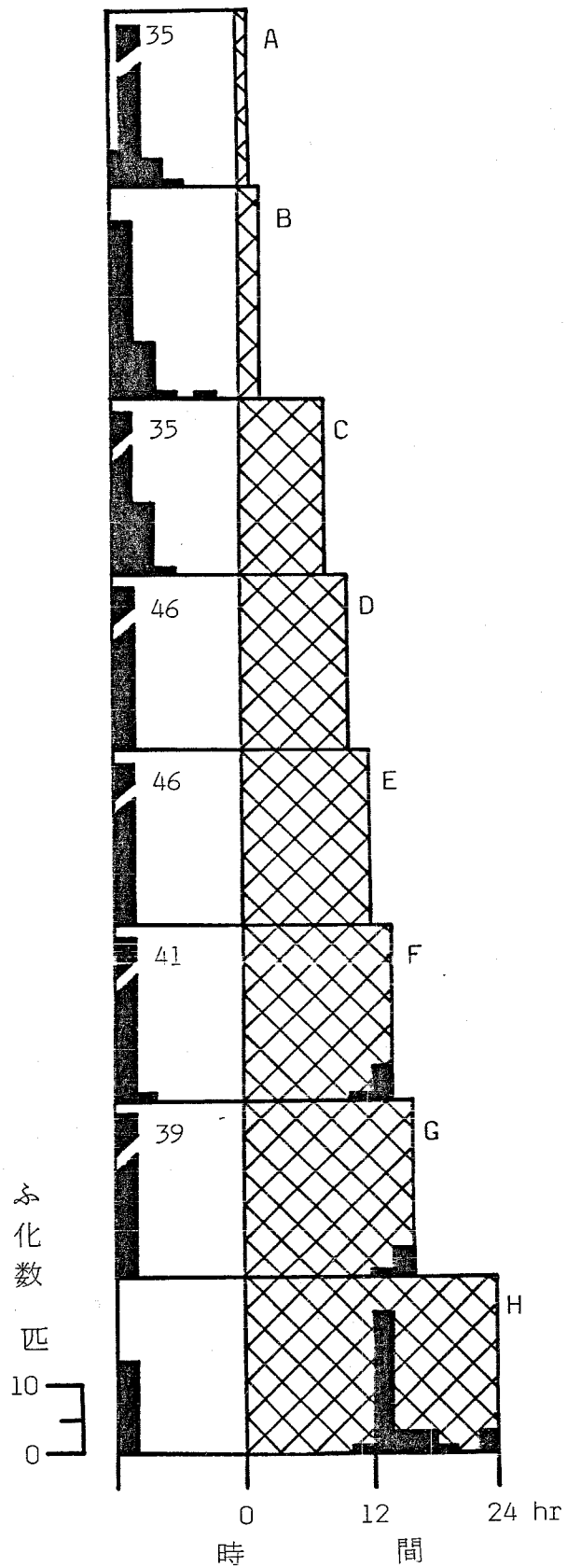


図13

孵化時刻にたいする非24時間光周期の影響 (15°C).  
 1 処理50卵. A: 12L:1D. B: 12L:2D.  
 C: 12L:8D. D: 12L:10D. E: 12L:12D.  
 F: 12L:14D. G: 12L:16D. H: 12L:24D.  
 他は図2を参照.

を知るために、LL から DD に移して（暗ス  
テップ）ふ化を観察した。

15℃では、L-off 後 14 時間頃にふ化のピーク  
がみられた（図 14—B）。20℃においても  
L-off 後 14～16 時間にふ化のピークがみられた  
が、15℃よりばらつきが大きかった（図 14—  
A）。その後は、どちらの温度でもふ化リズム  
の持続は認められなかった。このことから、  
L-off 単一信号によって位相調節されるサーカ  
ディアンリズムの存在は否定される。しかし、  
L-off 信号によって始動し、約 14 時間で完了す  
る測時反応の存在が確認された。20℃と 15℃  
とで、ばらつきは異なるもののほぼ同じ時間  
帯にふ化のピークがみられるから、生物時計  
の重要な性質の一つである温度補償性が、こ  
う測時反応にも存在することがわかる。

次に LL においた卵に、いろいろな長さの  
暗パルスをもつだけ与えてふ化の時間を調べ  
た。どの処理においても、L-on 後 2 時間以内  
にふ化のピークがみられたが、その集中度は

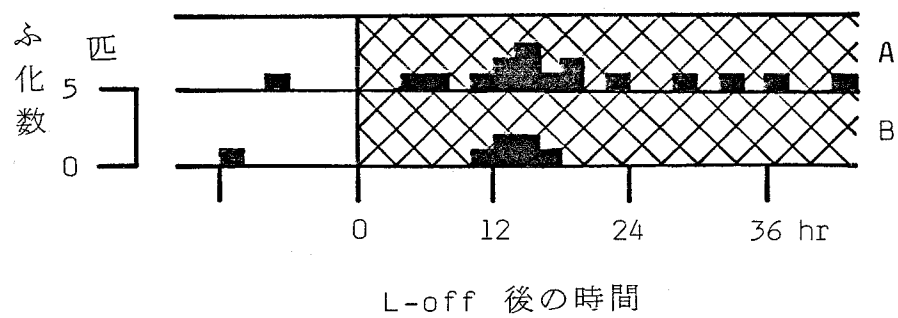


図4 ふ化時刻にたいする L-off 単一信号の影響.  
 1 処理 100 卵.  
 A: 20°C . B: 15°C . 他は図 2 を参照.

暗パルスの長さによって異なった (図15, 16)。暗パルスの長さが  $20^{\circ}\text{C}$  では2時間、 $15^{\circ}\text{C}$  では1時間より短い場合、L-on後に明瞭なふ化のピークはみられなかった。 $20^{\circ}\text{C}$  で6時間、 $15^{\circ}\text{C}$  で2時間より長い暗パルスでは、L-on後のふ化の集中度が高い。しかし、暗パルスが6時間以下では、ピークにひき続いて少数ながらばらついてふ化した。12時間以上の暗パルスでは、L-onのピーク後しばらくふ化がみられない時間帯があった。暗パルスが18時間以上になると、L-off後14時間頃に少数のふ化がみられ、その後のL-onでピークが現われた。どの場合にもふ化リズムの持続はみられなかった。

以上のことから、L-off単一信号によって始動した測時過程にたいするL-onの影響が、経時的に変化することがわかる。L-off後2時間以内にL-onが与えられても、ほとんど反応(ふ化)しない。L-off後2~6時間ではかなり明確に反応するようになる。6~12時間では、



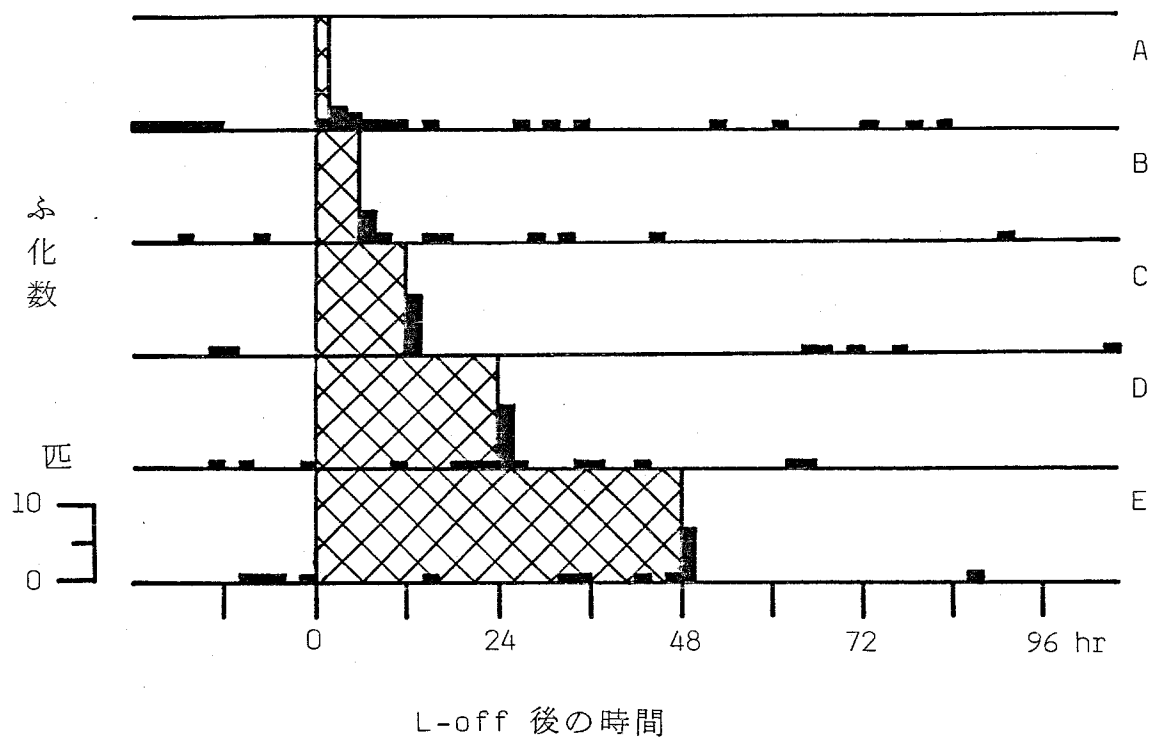


図15 ふ化時刻にたいするいろいろな長さの暗パルスの影響 (20°C).  
1 処理 100 卵.  
A: 2 時間. B: 6 時間. C: 12 時間. D: 24 時間.  
E: 48 時間. 他は図2を参照.

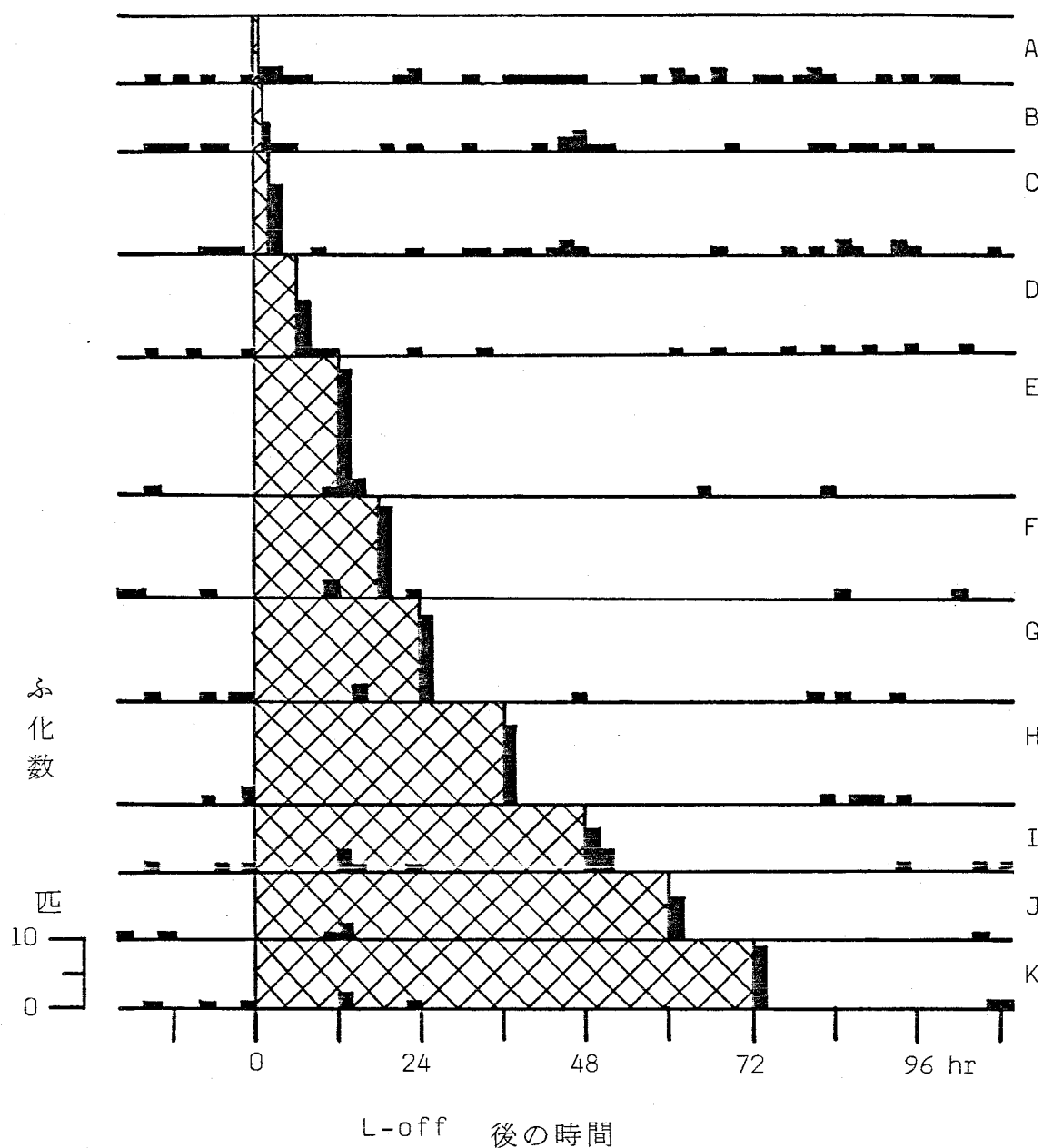


図16 ふ化時刻にたいするいろいろな長さの暗パルスの影響 (15°C).  
 1 処理 200 卵 (A. B. C) または 100 卵 (D ~ K).  
 A: 1/2 時間. B: 1 時間. C: 2 時間. D: 6 時間.  
 E: 12 時間. F: 18 時間. G: 24 時間. H: 36 時間.  
 I: 48 時間. J: 60 時間. K: 72 時間.  
 他は図2を参照.

L-onによってふ化行動が明確に解発される。  
L-off後14時間頃には、暗期中でもふ化し、さらにL-on後にふ化のピークがみられる。このことから、L-offによって始動する測時過程には4つの状態が考えられる。(a) L-onが与えられてもふ化行動が解発されない状態。(b) aの経過後、L-onによってふ化行動が解発される状態。(c) bの経過後、L-on信号を必要とせずに入化過程に入る状態。L-onが与えられればすぐに反応し、状態bと比較すると、その反応は非常に明確である。(d) cの状態においてすべてがふ化に至るのではなく、状態cの経過後ふ化が抑制され、L-onが与えられることによってふ化が解発される状態。

次に15℃においてLLからDDに移し、L-off後のいろいろな時間には1/4時間または2時間の明パルス(この節のみでLPとする)を与えた。LPを挿入しない場合には、図14-Bと同様L-off後14~16時間にふ化のピークがみられた(図17-A)。L-off後2時間目に1/4時間

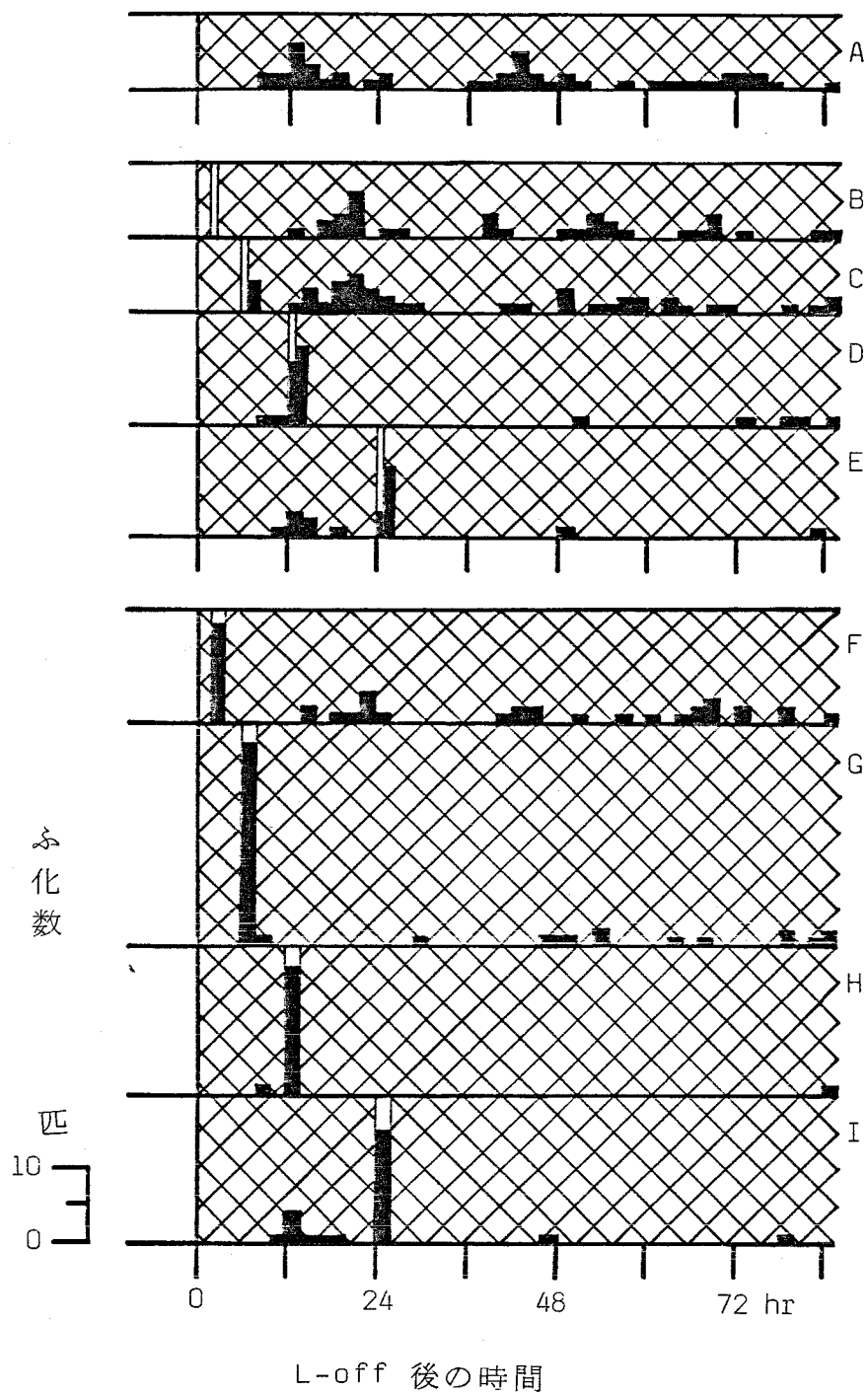


図17 ふ化時刻にたいする暗ステップ後の明パルスの影響 (15°C).  
 1 処理 200 卵 (D, E, H, I) または 350 卵 (A, B, C, F, G).  
 A: 暗ステップ. B~E: 1/4 時間 明パルス.  
 F~I: 2 時間 明パルス.  
 B, F: L-off 後 2 時間 目に 明パルス. C, G: 6 時間 目.  
 D, H: 12 時間 目. E, I: 24 時間 目. 他は 図 2 を 参照.

の LP を挿入すると、第 1 の L-off (以後  $L_1$ -off とする) から 18~20 時間、すなわち第 2 の L-off (以後  $L_2$ -off とする) から 16~18 時間とふ化のピークがみられた (図 17-B)。  $L_1$ -off 後 6 時間目に LP を挿入した場合、LP 中にふ化しなかったが、 $L_2$ -off 後 2 時間以内にやや少数ながらふ化の集中がみられた (図 17-C)。これはおそらく L-on によって解発されたものである。その後のふ化のピークは、 $L_1$ -off 後 20~22 時間、すなわち  $L_2$ -off 後 14~16 時間にみられた。  $L_1$ -off 後 12 時間目に LP を挿入すると、LP 中にすでにふ化が始まり、L-on 後 2 時間以内の暗期中にも継続してふ化した (図 17-D)。LP を 24 時間目に挿入すると、L-on の前、 $L_1$ -off 後 14 時間にすでにふ化し、さらに LP によって集中度の高いふ化のピークが生じた (図 17-E)。これらの場合には、LP によるふ化後、少なくとも 24 時間はふ化しなかった。

2 時間の明パルス ( $LP = 2$  時間) の場合には、挿入時間にかかわらず、LP 中に多数の

ふ化がみられた（図17-F～I）。 $L_1$ -off 後2時間目に  $LP$  を挿入した場合にのみ  $L_2$ -off 後のピークがみられた。それは  $L_1$ -off から 20～22 時間、すなわち  $L_2$ -off 後 16～18 時間であったが、きわめて小さかった。

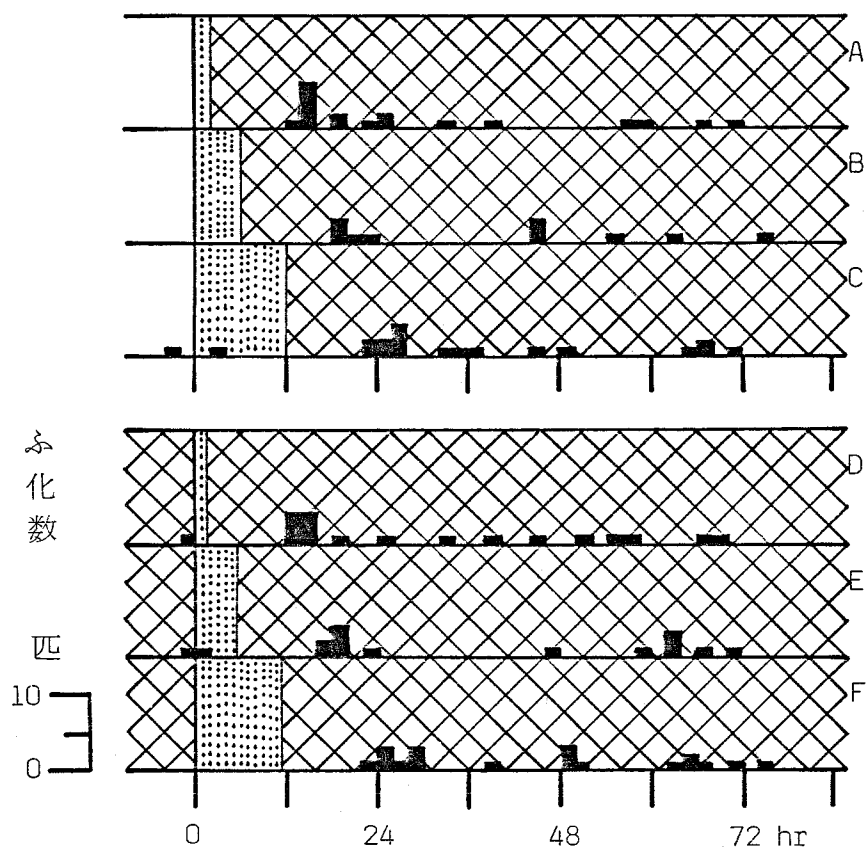
図17の B～E と F～I を比較すると、 $LP$  の長さ と  $L_1$ -off から  $LP$  までの時間によってふ化のパターンが変化することがわかる。 $LP$  と  $DP$  ( $L_1$ -off から  $LP$  の  $L$ -on までの暗期を、この節では  $DP$  とする) には、ある程度相補的な関係があるらしい。 $DP$  が短く、 $LP$  も短いと、 $LP$  のふ化解発効果はみられないが、 $LP$  を長くすると  $DP$  は同じであっても明らかなふ化のピークが誘発される。それに応じて  $L_1$ -off によって規定されるふ化ピークも変化する。

$L_1$ -off で始動した測時反応は、適当な長さの明パルスが適当な時期に与えられた場合にふ化行動を解発する。しかし、 $DP$  と  $LP$  のいずれもが短すぎると、 $L_1$ -off で始動した測時反

応は、 $L_2$ -offによって再設定される。また中間的な状況では、明パルスの $L_{on}$ において、一部の卵のふ化行動が解発され、他のものでは $L_2$ -offによる再設定がなされるようである。

次に、 $L$ -offによって始動する測時反応の性質を調べるために、明から暗への移行後またはDD中に、明期と暗期がそれぞれ15分の周期を2, 6 および12時間挿入した後に、DDに保つ処理をした。どちらの場合でも、 $\frac{1}{4}L:\frac{1}{4}D$ のくりかえし処理後12~14時間目のDD中にふ化のピークがみられた(図18)。このことは、ヒメギスの $L$ -offによって始動する測時反応について、2つの可能性を示唆している。

(1)  $L$ -offによって始動した測時反応は、明期で消滅し、再び $L$ -offで再設定される。これが何回もくりかえされる。(2)  $L$ -off始動の測時反応の再設定には、 $L$ -off前の明期が15分でも可能である。



光周期挿入後の時間

図18 ふ化時刻にたいする短い光周期 ( $L:D = 1:4$ ) 挿入の影響 ( $15^{\circ}\text{C}$ ). 1 処理 100 卵.  
 A・B・C: LL 後に光周期を挿入.  
 D・E・F: DD 中に光周期を挿入.  
 A・D: 2 時間. B・E: 6 時間. C・F: 12 時間  
 [Cross-hatched box]: 光周期挿入期間. 他は図2を参照.



#### 4.2.5 暗→明信号とふ化時刻の関係

20℃、15℃において、DD から LL に移し（明ステップ）、L-on 単一信号の影響を調べた。20℃、15℃ともに L-on 後 2 時間以内にふ化が集中し、L-on 信号によってふ化行動が直接解発されることがわかった（図 19）。その後ふ化リズムの持続は認められず、20℃ではばらついてふ化がみられたが（図 19-A）、15℃ではある期間ほとんどふ化がみられない時間帯があった（図 19-B）。

次に 20℃、15℃において、DD 中にいろいろな長さの明パルスを与えてふ化のパターンを調べた。まず 20℃で 2～36 時間の明パルスを与えたところ、やはり L-on 後 2 時間以内にふ化が集中した（図 20）。再び DD にもどすと、2 時間の明パルスでは明らかではなかったが、6 時間以上の明パルスでは、明期の長さにかかわらず L-off 後 14 時間頃にふ化のピークがみられた。

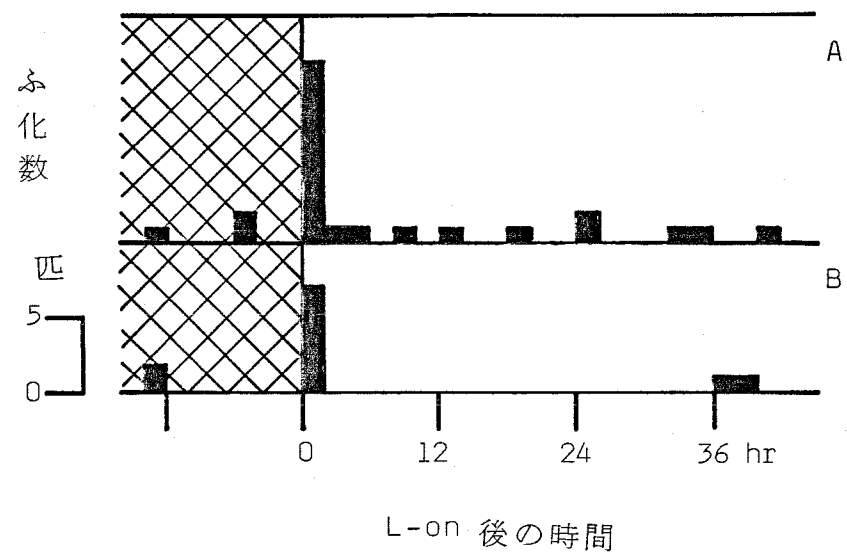


図19 ふ化時刻にたいする L-on 単一信号の影響。  
 1 処理 100 卵. A: 20°C. B: 15°C.  
 他は 図2 を参照.

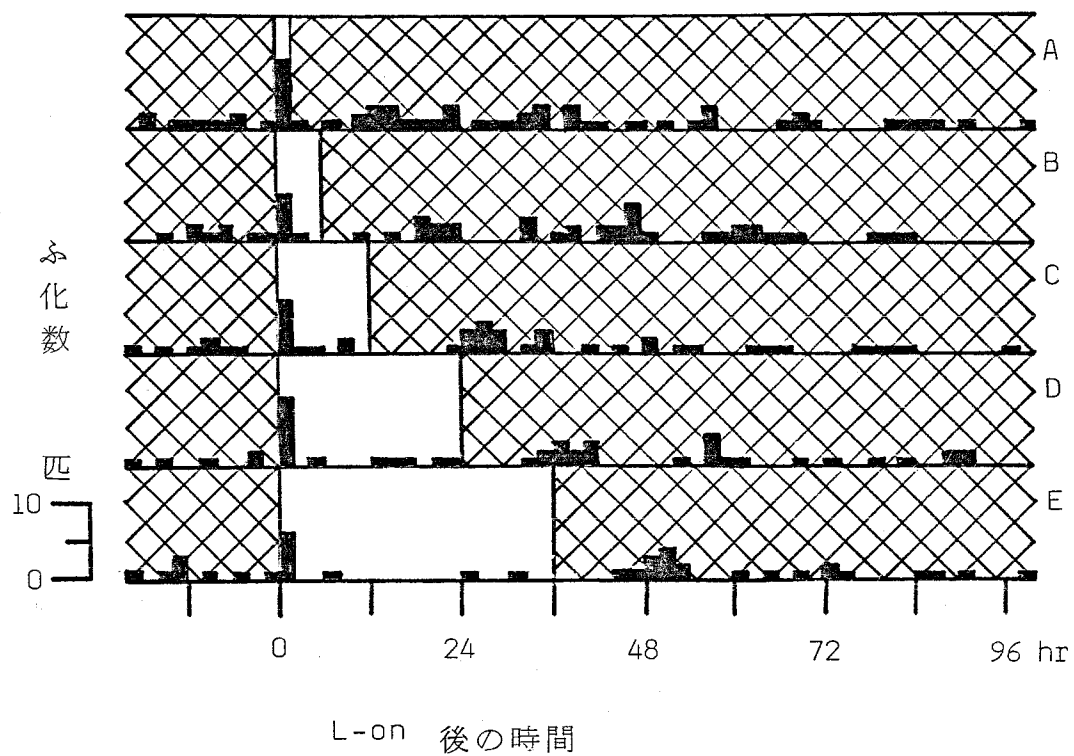


図20 ふ化時刻にたいするいろいろな長さの明パルスの影響 (20°C).  
 1処理 300卵.  
 A: 2時間. B: 6時間. C: 12時間. D: 24時間. E: 36時間.  
 他は図2を参照.

15℃では、 $\frac{1}{6}$ ～72時間の明パルスを与えた。ここでも明期が2時間以上持続した場合に、L-on後2時間以内に明らかなふ化のピークがみられた(図21)。L-off後のふ化のピークは、 $\frac{1}{6}$ 時間の明パルスでは明確ではなかったが、 $\frac{1}{2}$ 時間より長くなると明期の長さにかかわらず、L-off後14時間頃にみられた。これらの結果だけだと、ふ化時刻の決定にはL-off信号のみが関与しており、L-on信号は測時には関与せず、ふ化行動を直接に解発する刺激のようにみえる。

そこで、L-onによって始動する測時反応の関与を調べるため、次の実験を行った。15℃で12L:12Dを与え、途中で明期を延長した後2時間の暗期を挿入し、再び12L:12Dにもどす実験をした。2時間の暗期の前の明期が12および18時間の場合には、2時間の暗期の終りのL-onにおいてふ化はみられなかった(図22)。ここには示さなかったが、明期が18時間の処理では、ふ化する個体が見られる場合があっ

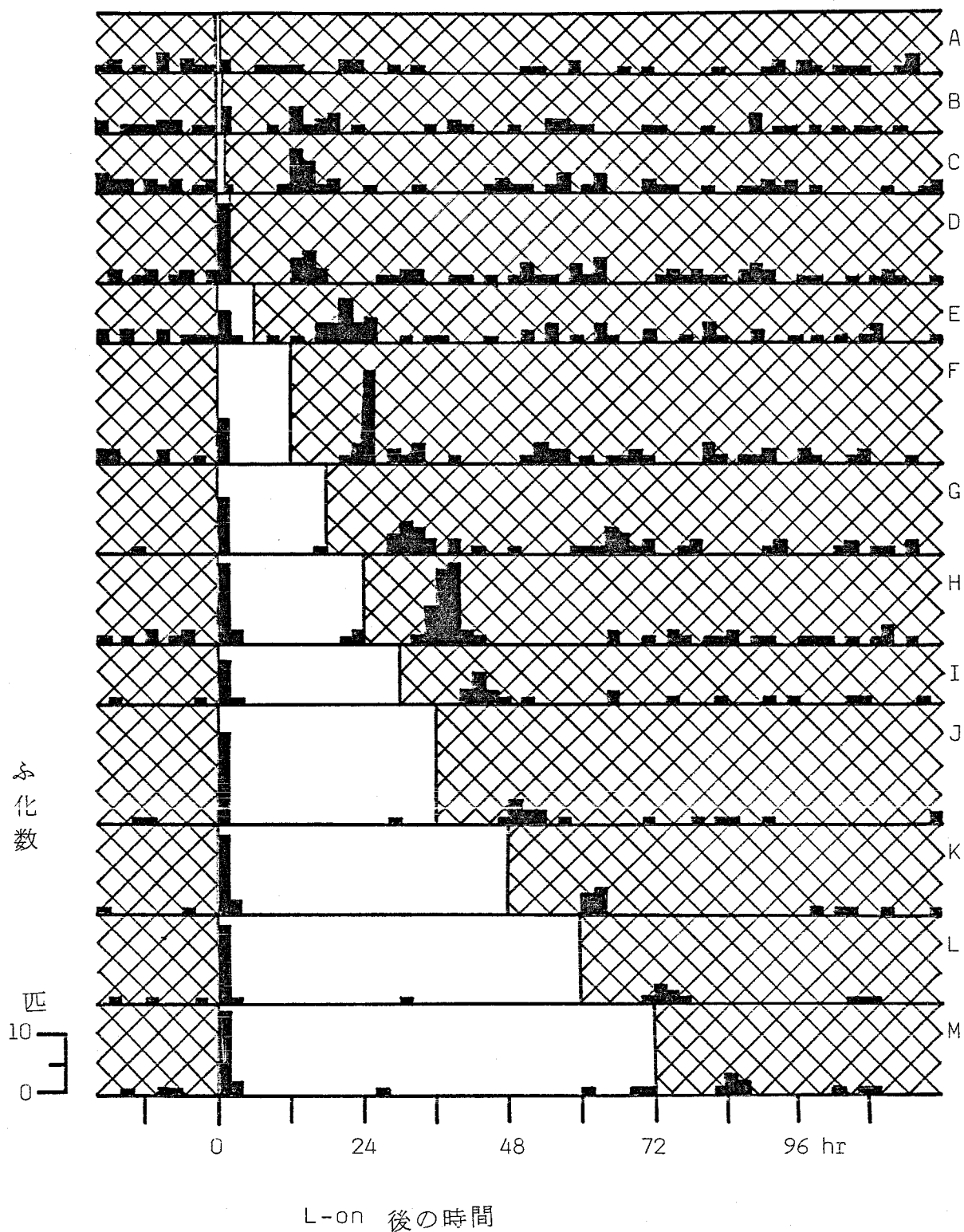


図21 ふ化時刻にたいするいろいろ長さの明パルスの影響 (15°C).  
 1 処理 200 卵 (A~H) または 100 卵 (I~M).  
 A: 1/2 時間. B: 1/2 時間. C: 1 時間. D: 2 時間. E: 6 時間.  
 F: 12 時間. G: 18 時間. H: 24 時間. I: 30 時間. J: 36 時間.  
 K: 48 時間. L: 60 時間. M: 72 時間. 他は図2を参照.

実験開始後

16日目

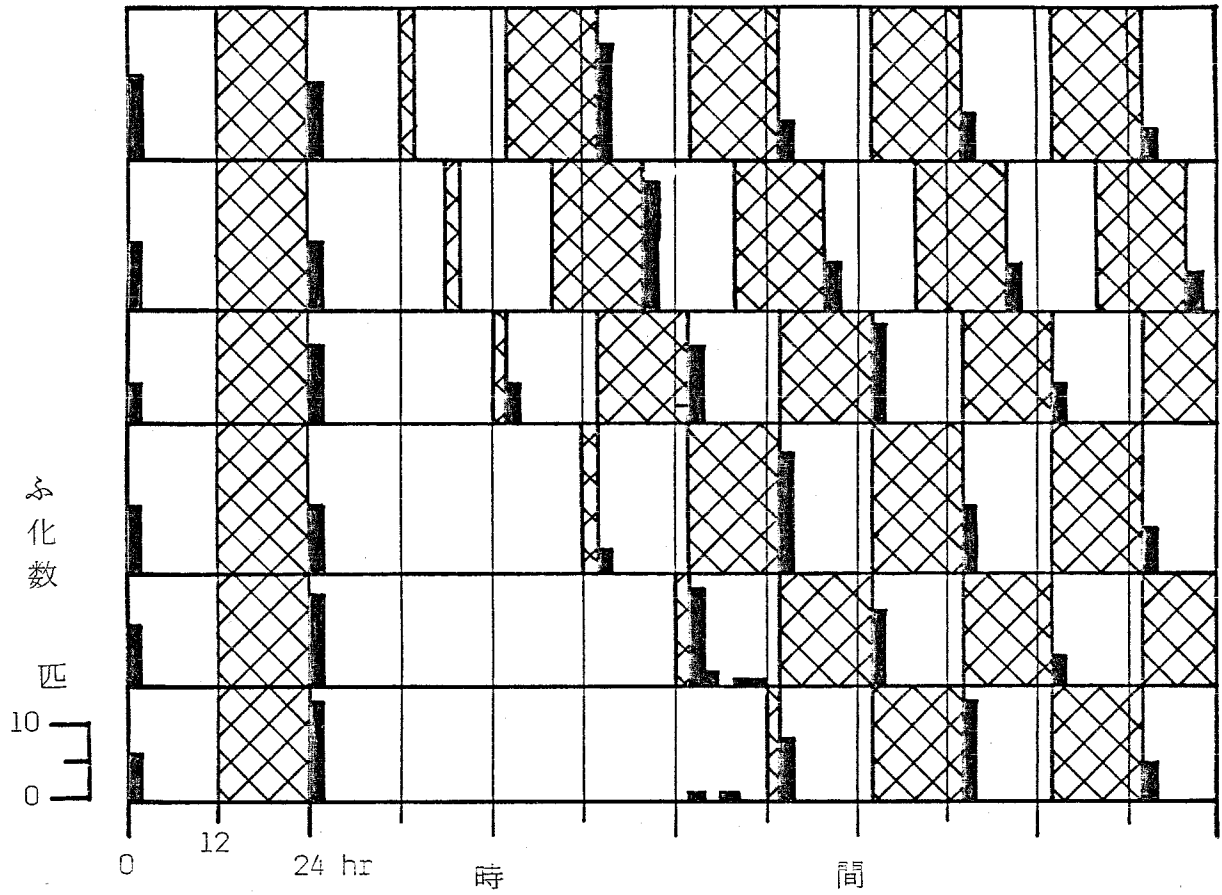
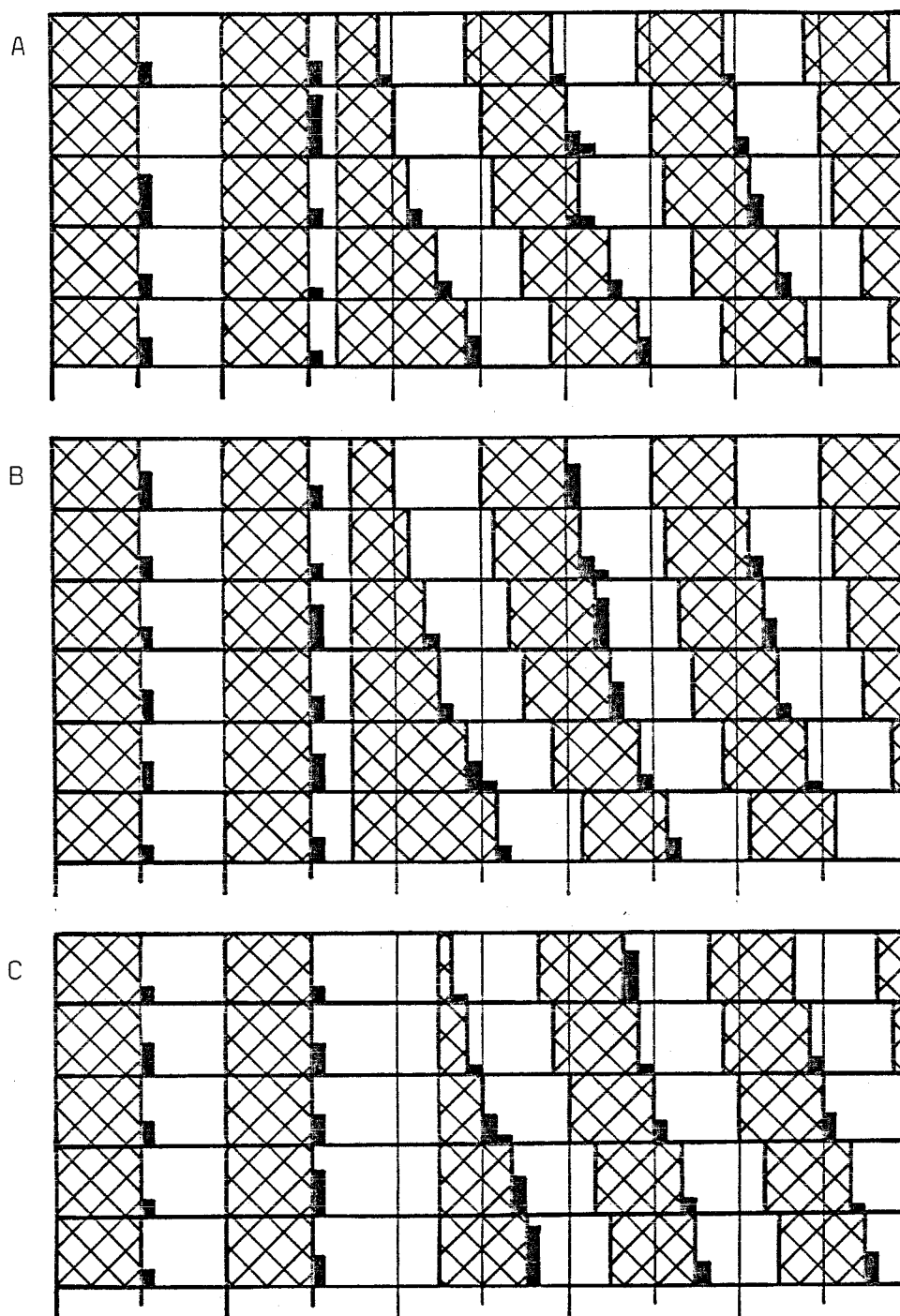


図22 明期の延長後(12~60時間)の2時間の暗期の挿入が  
ふ化時刻におよぼす影響(15℃). 1処理 100卵.  
記号の説明は図2を参照.

た。明期が24時間以上になると、2時間の暗期の後のL-onにふ化の集中がみられた。つまり、たとえ暗期が短くても、その前の明期が長いとL-onに反応してふ化する。したがって、明期の長さもふ化時刻の決定に関与しており、L-on始動の測時反応の存在を示唆している。

そこで、ふ化に必要な明期と暗期の長さを調べるため、 $15^{\circ}\text{C}$ で12L:12Dの光周期を与えた後、いろいろな長さの明期（この節では $L_x$ とする）と暗期（ $D_x$ とする）を与え、その後再び12L:12Dにもどす実験をした。 $L_x$ が4時間の場合、それに続く $D_x$ が6時間では、1個体のみがふ化し、8時間ではふ化しなかった（図23-A）。10時間以上だとその後のL-onにふ化する。 $L_x$ が6時間の後だと、それに続く $D_x$ が10時間以上の場合にふ化がみられた（図23-B）。 $L_x$ が12時間では、それに続く $D_x$ が4時間以上（図5）、 $L_x$ が18、24および36時間では、 $D_x$ が2時間以上の場合にふ化がみられた（図23-C, D, E）。

実験開始後  
21日目





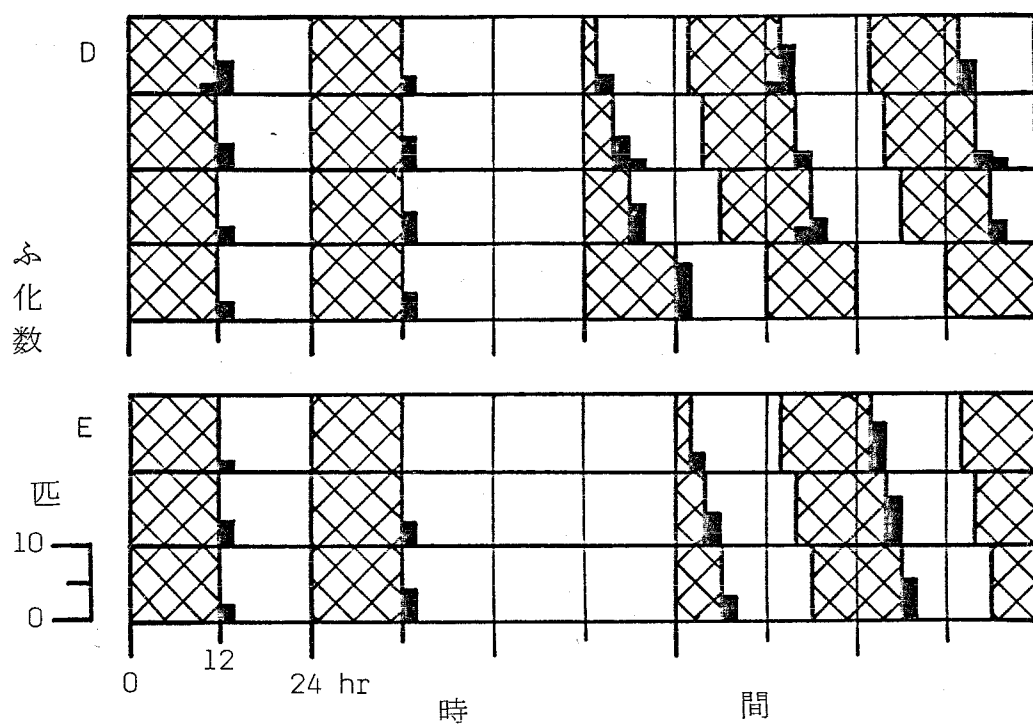
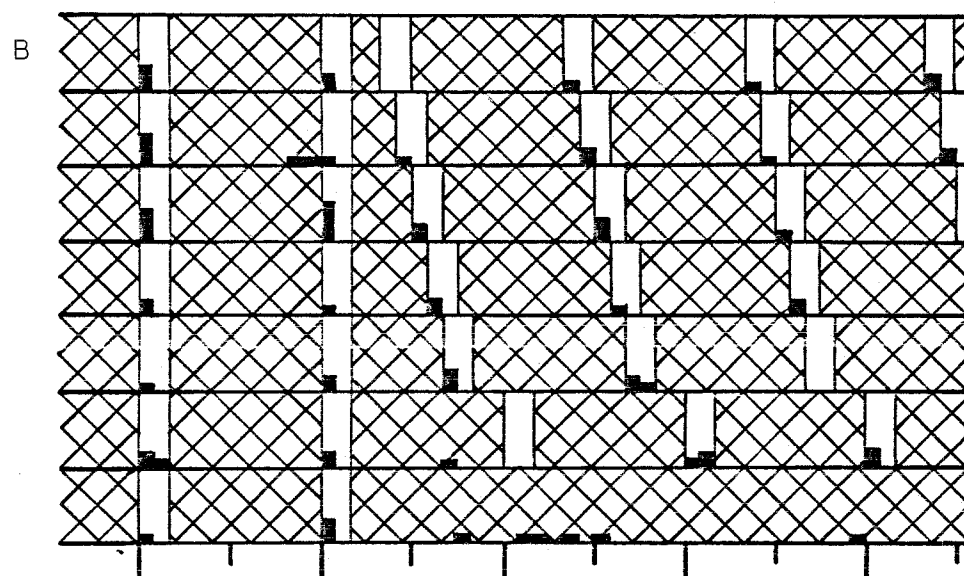
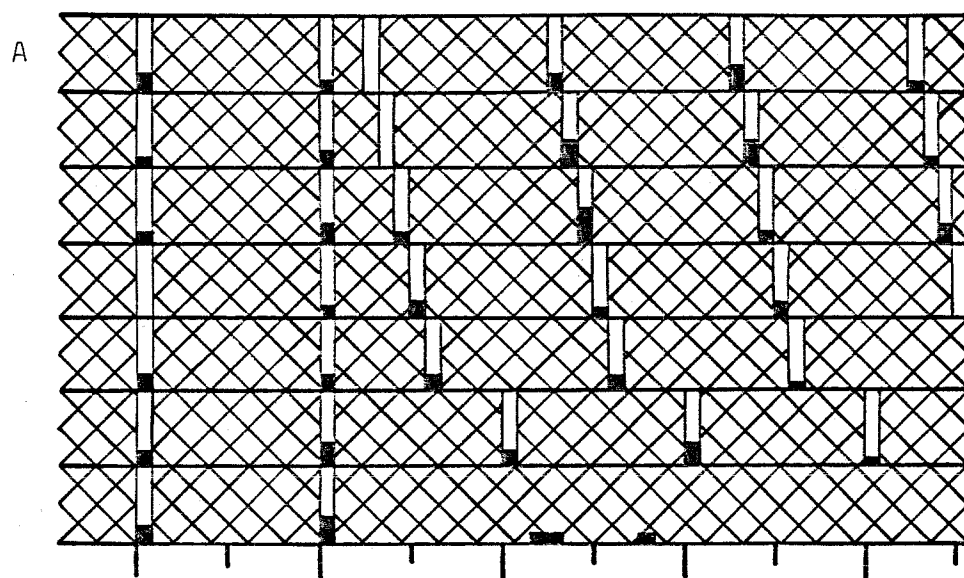


図23 ふ化時刻にたいする光周期(12L:12D)9途中における  
明期の延長(4~36時間)の後はいずれも3日長さの暗期の  
挿入の影響(15°C). 1処理100卵.  
A:明期の延長4時間. B:6時間. C:18時間.  
D:24時間. E:36時間. 他は図2を参照.

この結果は、L-onによってふ化するのに必要な暗期の長さは、その前の明期の長さによって変化することを示している。明期 ( $L_x$ ) が長くなるほど、それに続く暗期 ( $D_x$ ) は短くてもよく、L-on始動の測時反応の存在がここでも示唆される。

これをさらに確かめるために、はじめの光周期を  $2L:22D$  から  $20L:4D$  の間とし、明期に続く暗期の長さをいろいろにかえ、明期の長さによってそれに続く暗期中のL-onにたいする反応がどのように変化するのか調べた。はじめの光周期が  $2L:22D$  では、2時間の明期に続く暗期 ( $D_x$ ) が8時間以上の場合にL-onでふ化がみられた (図24-A)。  $4L:20D$  では、 $D_x$  が6時間以上 (図24-B)、  $8L:16D$  でも6時間以上 (図24-C)、  $12L:12D$  では4時間以上 (図5)、  $16L:8D$  でも4時間以上 (図24-D)、  $20L:4D$  では2時間以上 (図24-E) の場合にL-onでふ化し、図23の結果とほぼ同



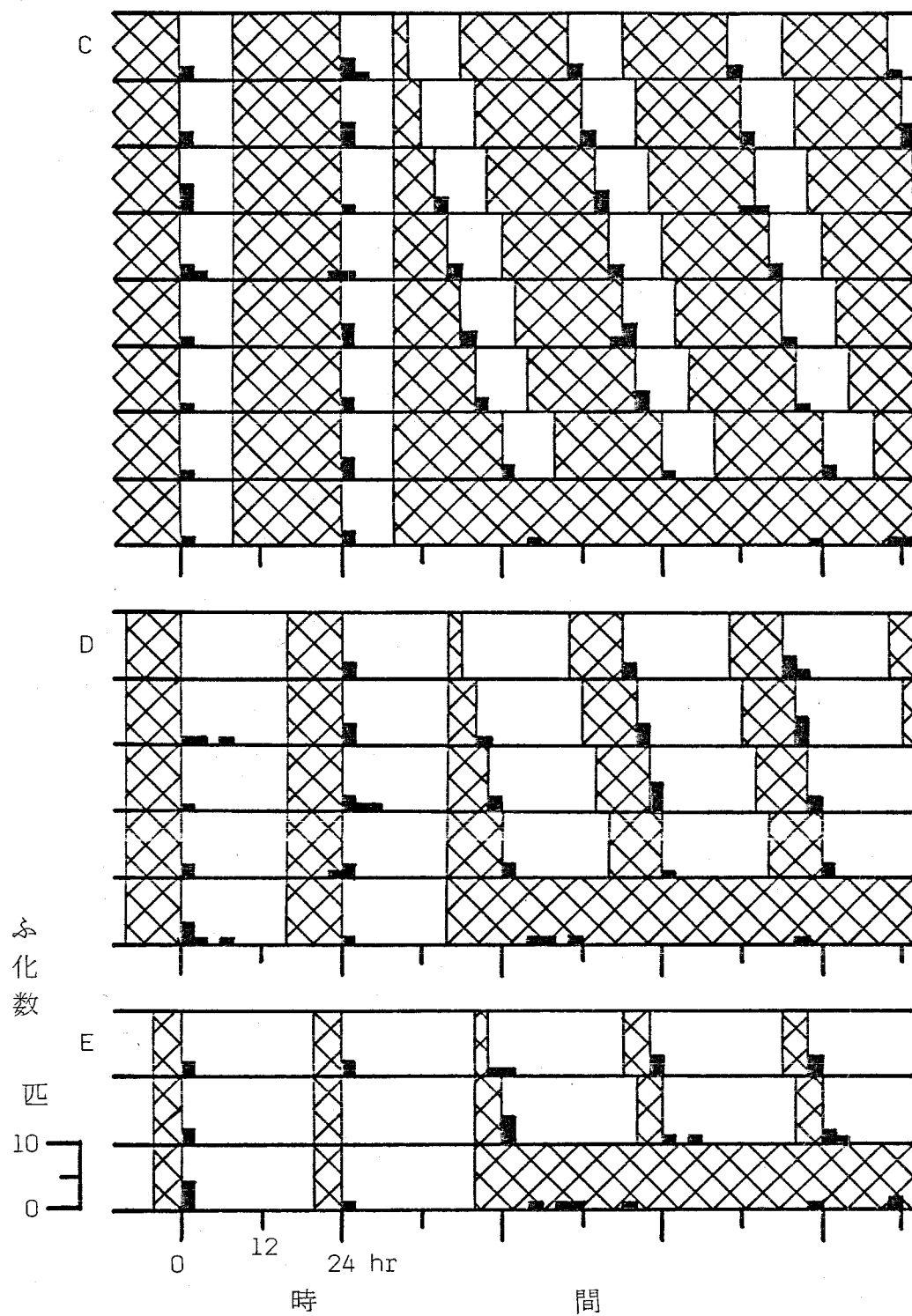


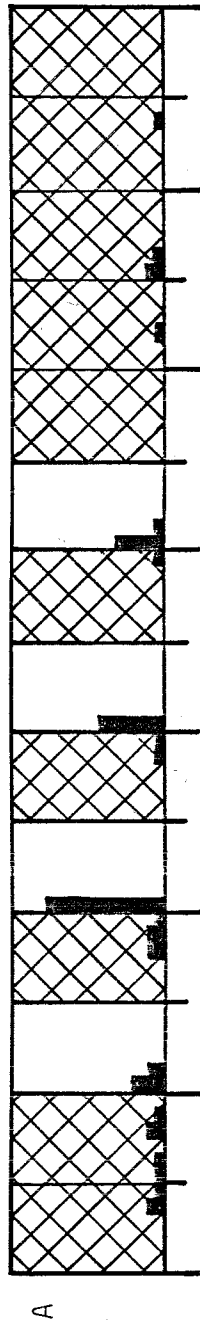
図24 ふ化時刻にたいするいろいろな光周期の明期後への  
 いろいろな長さの暗期の挿入の影響 (15°C).  
 1処理50卵. A: 2L:22D. B: 4L:20D.  
 C: 8L:16D. D: 16L:8D. E: 20L:4D.  
 他は図2を参照.

様の傾向がみられた。このことから、L-on始動の測時過程は、明反応と暗反応のいずれによっても進行し、暗期の反応は明期の反応の進行過程に影響されると考えられる。

次にDD中に明パルスを与えた場合の反応を調べた(図25)。まず20℃および15℃において、ある期間のDD後に12時間の明パルスをくりかえして与えた。各明パルスのL-on後2時間以内にふ化の集中がみられたが、特に第2のL-onでの集中が著しかった。これは第1のL-onまたはL-offによって始動する測時過程がふ化反応の位相を調節し、第2のL-onが直接ふ化行動を解発したからと思われる。また15℃において、実験開始後17日目に最初のL-onを与えた場合、18日目以後の場合よりふ化が少なかった。明パルスを与えた処理と与えない処理とで、実験開始後の同じ期間内のふ化数を比較すると、前者の方が多い。これは、低温処理後ある期間内に胚子がふ化可能な状態まで発育し、恒常条件下ではふ化行

実験開始後

13日目



16日目

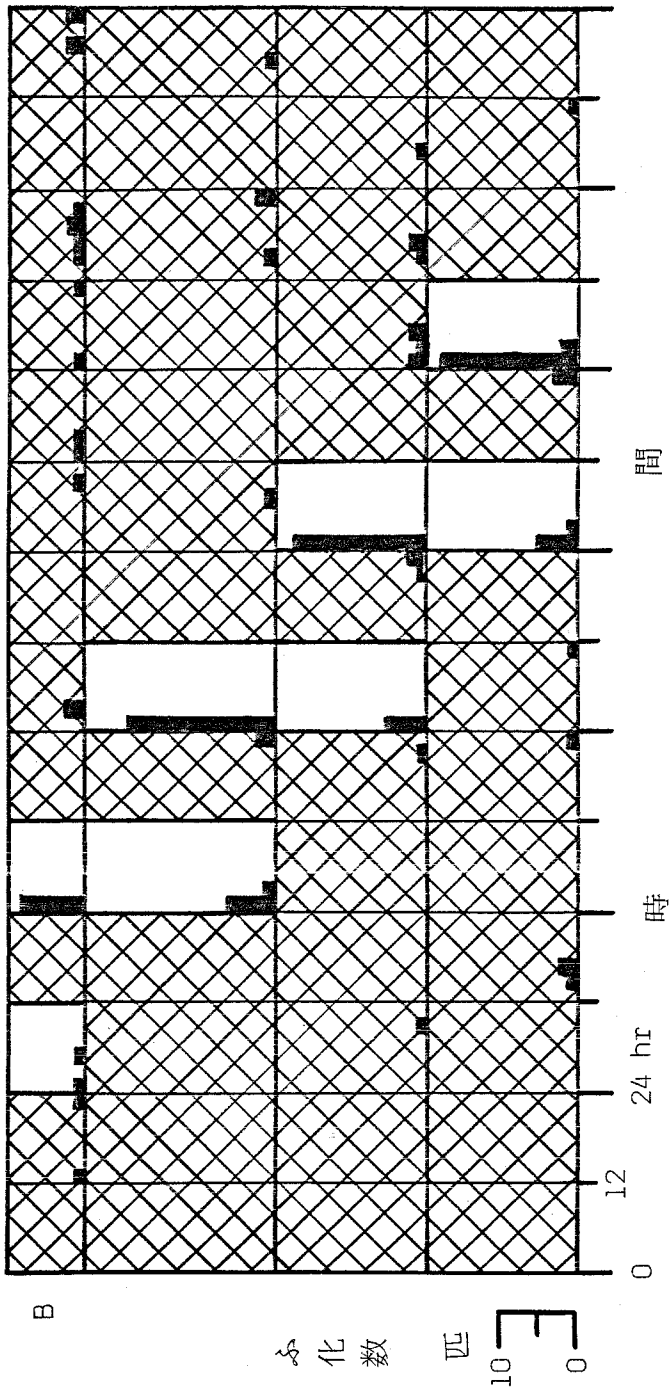


図25 孵化時刻にたいする重複数の明ハルスの影響。1処理200卵(A)または150卵(B)。  
A: 20°C. B: 15°C. 他は図2を参照。

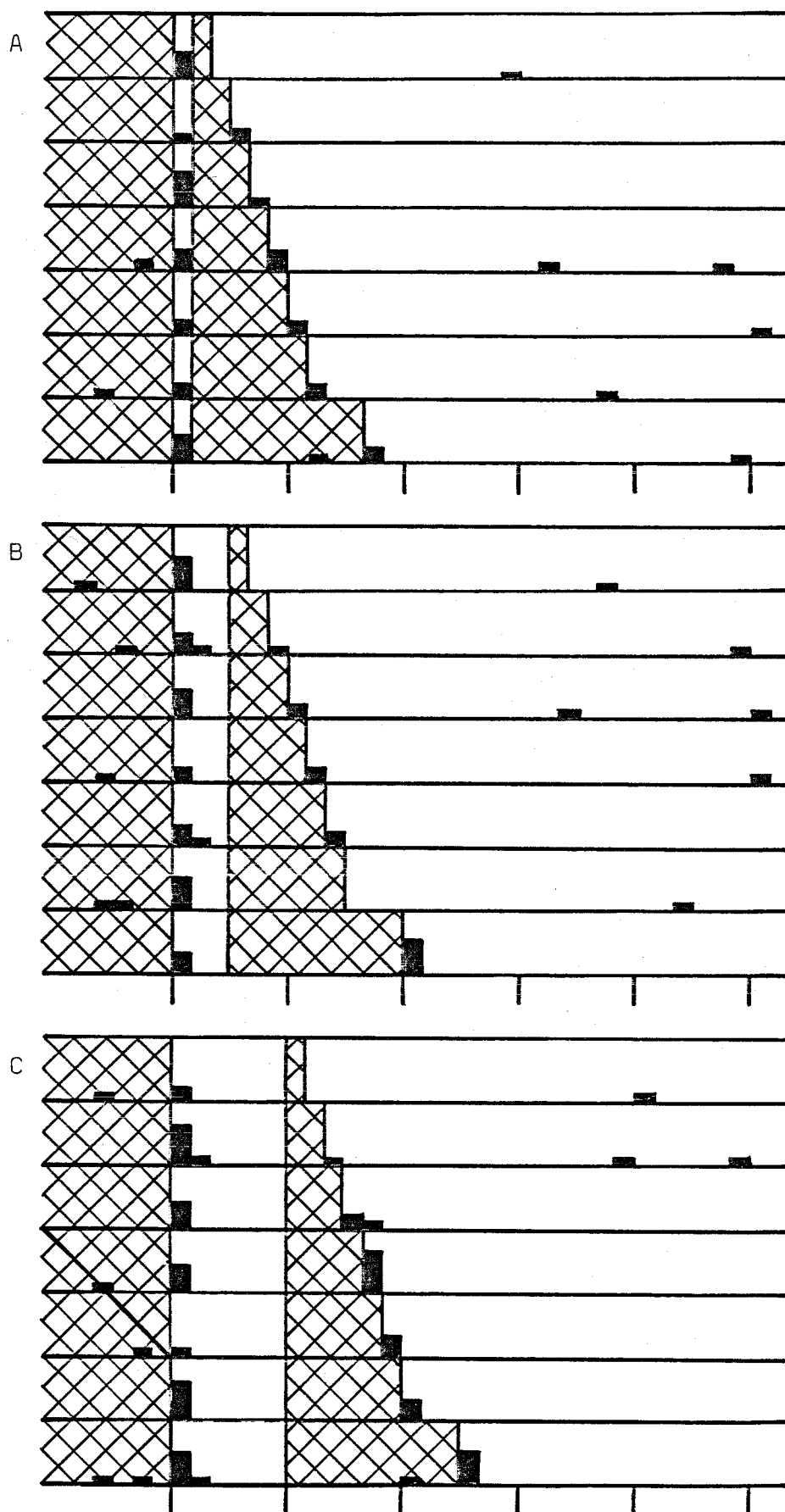
動が抑制されているためだと考えられる。

L-on や L-off 信号が与えられるとふ化行動が解発されるのであろう。

次に  $15^{\circ}\text{C}$  で 2～24 時間の明パルスを与えた後、2～18 時間の暗期を与え、その後の L-on でのふ化の状態を調べた。明パルスの長さが 2、6 および 12 時間の場合、どの処理においてもそれに続く暗期が 2 時間ではふ化せず、4 時間より長い場合にふ化した (図 26-A, B, C)。24 時間の明パルスの後では、2 時間の暗期の終了後の L-on でもふ化がみられた (図 26-D)。これらの結果は図 24 と同様の傾向を示している。

#### 4.2.6 照度の影響

これまでの実験における照度は、明期では約 400 lux、暗期は 0 lux であった。そこで、照度の変化が明→暗または暗→明と同様の効果があるかどうか、もしあるとすれば、どの





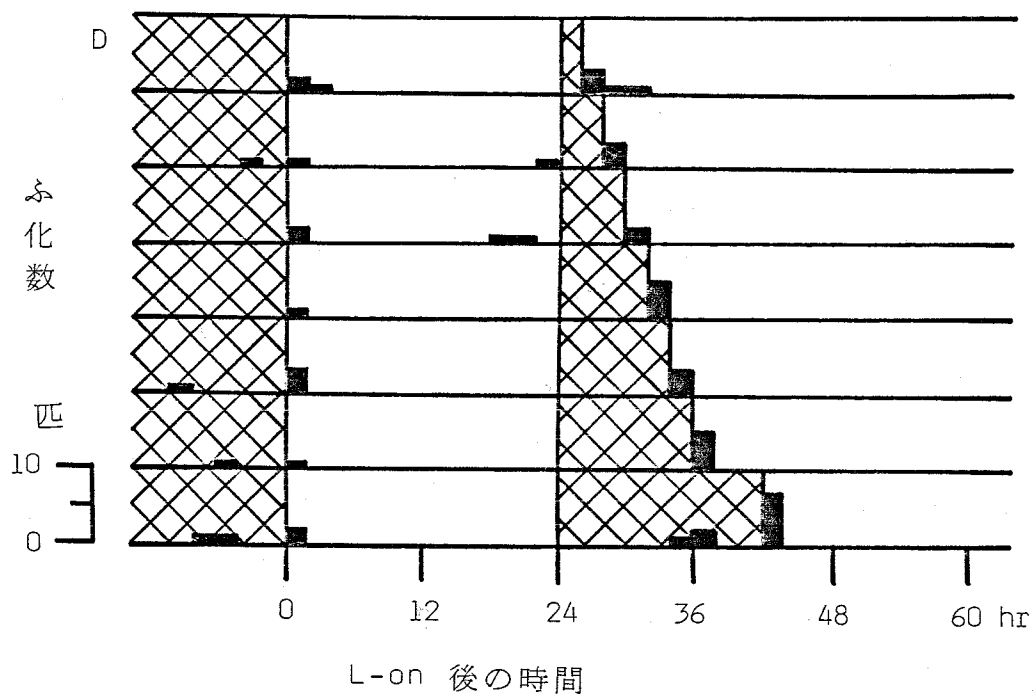


図26 ふ化時刻にたいするいろいろな長さの明ハルス(2~24時間)の後の、いろいろな長さの暗期(2~18時間)の挿入の影響(15°C). 1処理 50卵.  
A: 2時間明ハルス. B: 6時間. C: 12時間.  
D: 24時間. 他は図2を参照.

程度の照度差が有効なのかを調べた。

高照度相と低照度相をそれぞれ12時間として周期を与えたところ、 $400\text{ lux}$ と $100\text{ lux}$ 、 $100\text{ lux}$ と $10\text{ lux}$ および $10\text{ lux}$ と $1\text{ lux}$ の組み合わせでは、DDまたはLLとほとんど同様のふ化パターンを示した(図27)。しかし、 $400\text{ lux}$ と $10\text{ lux}$ および $100\text{ lux}$ と $1\text{ lux}$ の組み合わせでは、ばらつきはあるが照度上昇後2時間以内に全ふ化数の約40~50%がふ化し、 $400\text{ lux}$ と $1\text{ lux}$ では80%がふ化した。このことから、十分な照度差があれば、照度変化は明暗周期と同様の効果を持つことがわかった。また暗期が $0\text{ lux}$ の場合には、明期の照度が $1\text{ lux}$ でも $400\text{ lux}$ でも同様の効果があることがわかった。

DD中にいろいろな照度の12時間の明パルスを与えたところ、L-on後2時間以内にふ化のピークがみられた(図28)。たとえ $0\text{ lux}$ から $1\text{ lux}$ への照度の上昇であっても、ふ化行動の解発に効果があることがわかる。また

低照度 (lux) または 暗	高照度 (lux)	ふ 化 数 (匹)						ふ 化 率 (%)					
		高照度相											
		低照度相または暗											
100	400	2	3	4	5	6	8	3	2	1	2	5	53.75
10		1	2	3	4	5	19	9		3		4	60.00
1		0	1	2	3	4	40	5				1	61.25
0		0	0	1	2	3	57	2					73.75
10	100	1	2	3	4	5	9	5	3	2	1	1	46.25
1		0	1	2	3	4	18	3	2	4	2		48.75
0		0	0	1	2	3	53	2					72.50
1		0	0	1	2	3	3	4	1	9	7	1	51.25
0	10	0	0	0	0	0	49	5					75.00
0	1	0	0	0	0	0	52	1	2				76.25
		0	6	12	18	24 hr							

図27 ふ化時刻にたいするいろいろなる照度差による周期の影響<sup>P</sup> (15°C).  
1処理80卵.

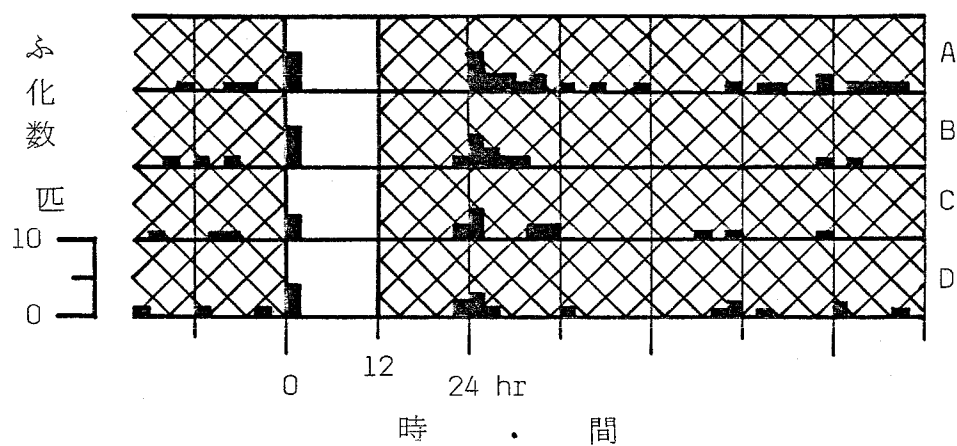
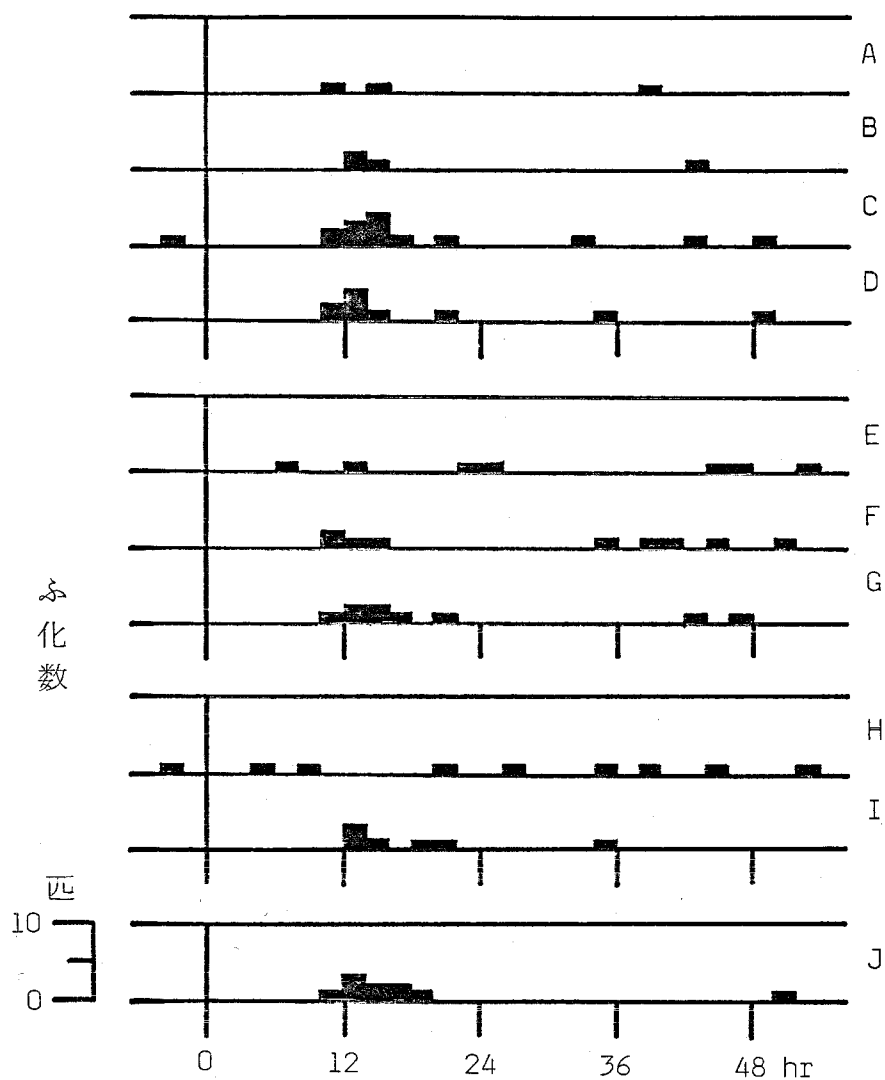


図28 ふ化時刻にたいするいろいろな照度の明パルスの影響 (15°C). 1処理 150卵.  
 □: 明期 (1~400 lux). ▨: 暗期.  
 A: 400 lux. B: 100 lux. C: 10 lux.  
 D: 1 lux.

明パルス中の照度にかかわらず、L-off後12～14時間にはふ化のピークがみられ、DDへの移行は明期の照度に関係なくL-off信号として働くことがわかる。

次に照度低下を一回だけ与え、L-off単一信号の場合と比較した。400 luxからの照度低下後のふ化のピークは、約14時間後にみられた(図29-A, B, C)。しかし、400 luxから100 luxへの変化ではそれほどはっきりしなかった(図29-A)。100 luxから1 luxへの変化の場合には、照度低下後14時間頃にはふ化のピークがみられた(図29-F)。しかし、100 luxから10 luxの場合には、はっきりしたふ化のピークは観察されなかった(図29-E)。また10 luxから1 luxへの移行の場合にも明確なピークはみられなかった(図29-H)。DDへの移行では、先行する明条件がたとえ1 luxであっても、L-off後約14時間前後にふ化のピークがみられた(図29-D, G, I, J)。



照度低下 または L-off 後の時間

図29 ふ化時刻にたいする照度低下またはL-offの単一信号の影響(15°C). 1処理100卵.

A: 400 → 100 luxへの移動. B: 400 → 10.  
 C: 400 → 1 D: 400 → DD. E: 100 → 10.  
 F: 100 → 1 G: 100 → DD. H: 10 → 1.  
 I: 10 → DD J: 1 → DD.

以上のことから、照度低下信号は、L-offと同様の効果を持つが、それには十分な照度差が必要である。また低下後の照度は、ふ化のタイミングに影響しなかった。

#### 4.2.7 ふ化率

ふ化率は光周期によって変化する。25℃では、DD、LL、12L:12Dのどの条件でもほとんどふ化しなかった(図30)。20℃においては、12L:12Dの80%をピークとし、明期がそれより長くなっても短くなってもふ化率は低下し、DD、LLではともに15%前後になった。15℃でのふ化率はLLで約50%であったが、明期が23時間より短い光周期では90%をこえた。このように、ヒメギスのふ化の適温は比較的低い温度であった。

25℃においてふ化しなかった卵の殻を取り除くと、胚子はふ化直前の状態まで成長していた。このことは、ふ化直前までは発育した

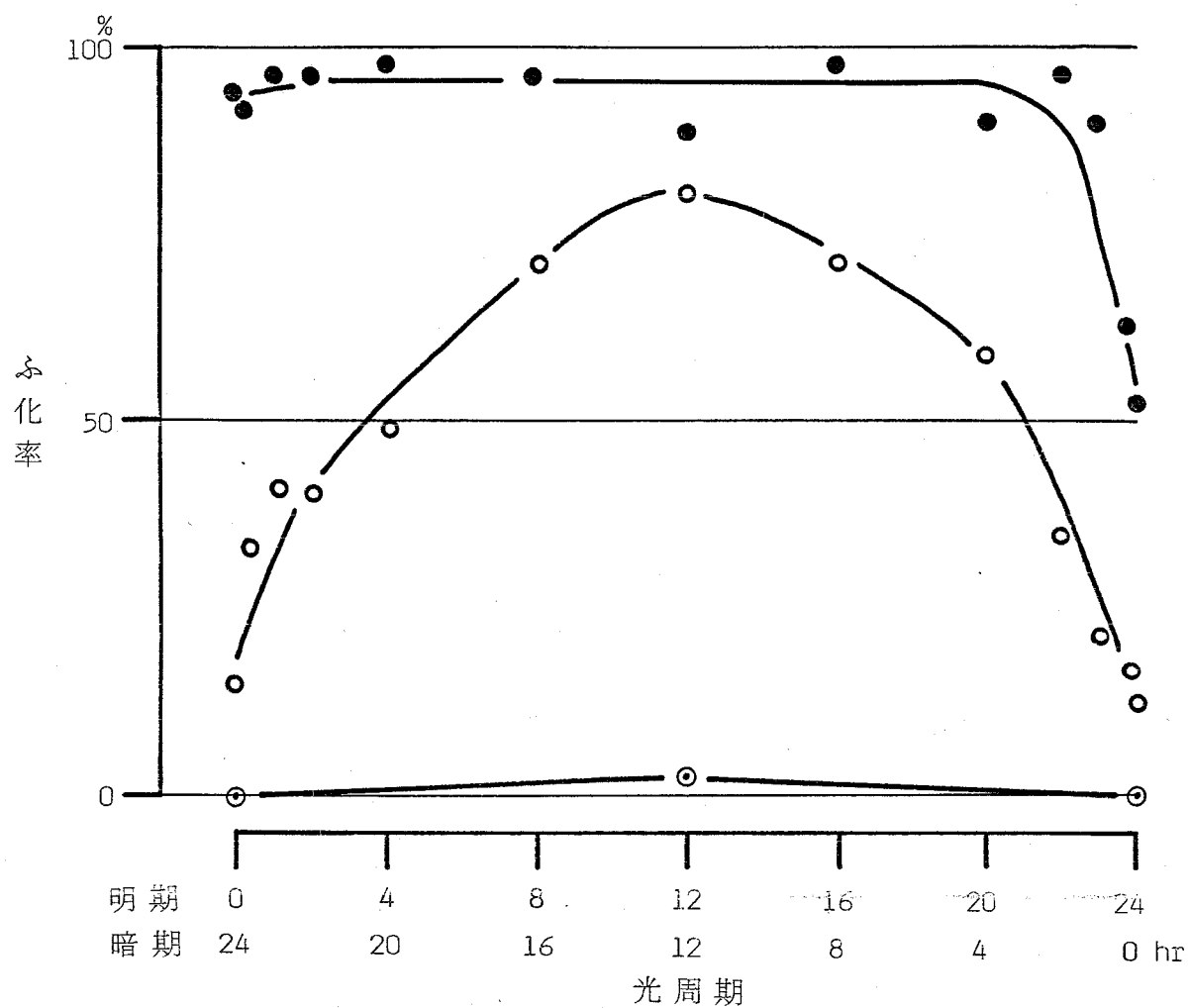


図30 いろいろな光周期の下におけるふ化率。  
●: 15°C . ○: 20°C . ⊙: 25°C .



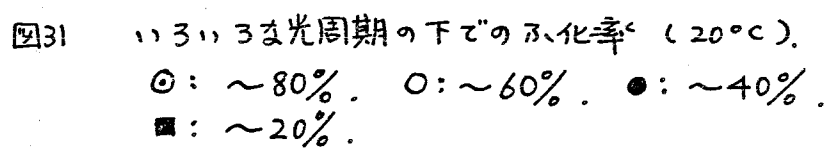
が、ふ化行動の解発が阻害され、ついに死したことを示しており、 $25^{\circ}\text{C}$ では発育できるが、ふ化行動そのものが抑制されることを示している。

ふ化率にたいする光周期の影響が $20^{\circ}\text{C}$ で顯著であったため、この温度で光周期の影響を調べた。比較のために $15^{\circ}\text{C}$ でも同様の実験をした。

$20^{\circ}\text{C}$ では、 $12\text{L}:12\text{D}$ を中心として明期または暗期が6～18時間の光周期では60%以上のふ化率が得られた(図31)。明期または暗期が6時間より短いか、または18時間より長い場合には、ふ化率は60%より低く、48時間以上では20～40%となった。

$15^{\circ}\text{C}$ においては、明期または暗期が48時間以上になると、ふ化率はやや低くなる傾向がみられたが、全般に $20^{\circ}\text{C}$ におけるよりも高くなった(図32)。

このように、 $15^{\circ}\text{C}$ におけるふ化率には、光周期の影響は顯著ではなかったが、 $20^{\circ}\text{C}$ では



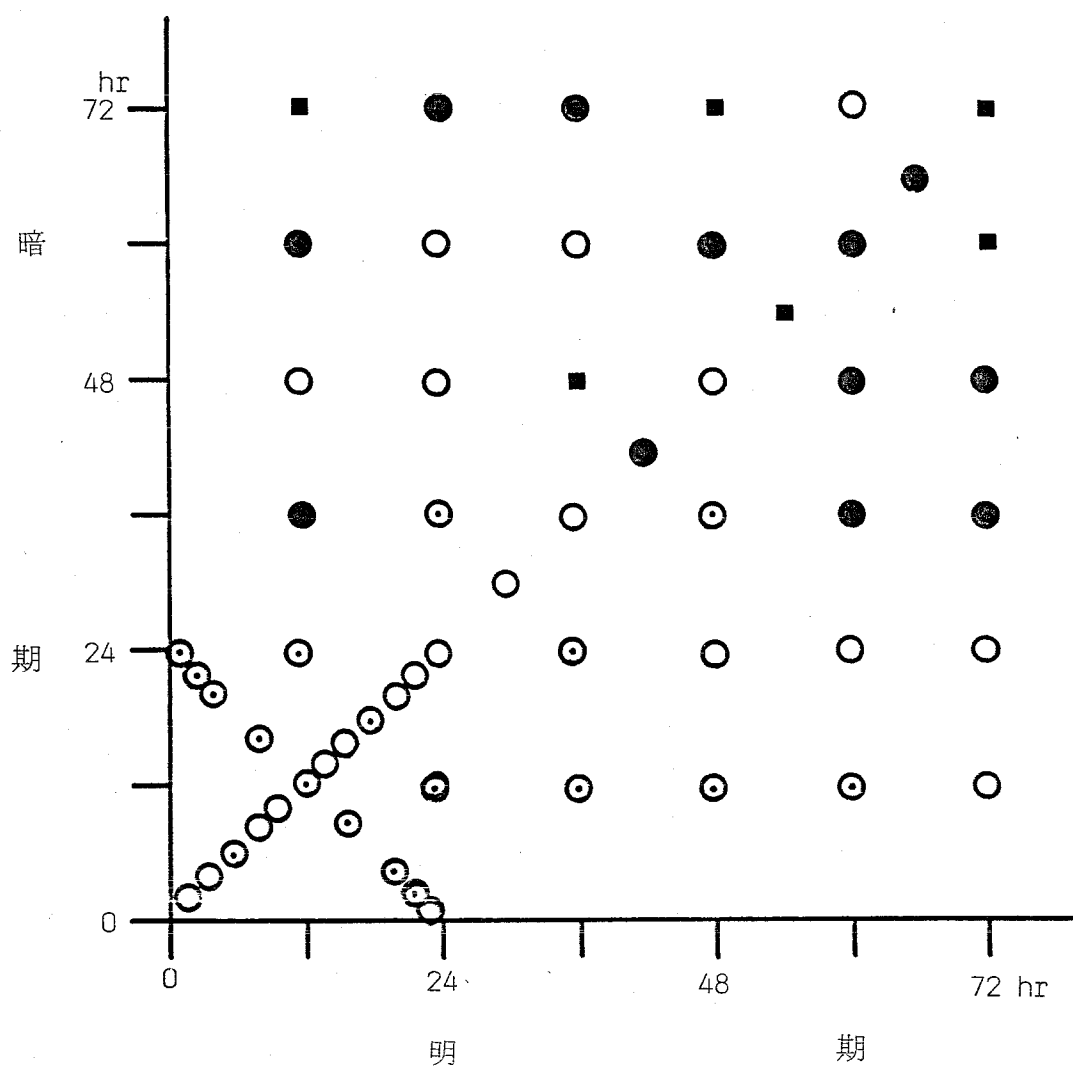


図32 いづいづな光周期の下でのふ化率 (15°C).  
 ⊙: ~90%. ○: ~80%. ●: ~70%  
 ■: ~60%.

明期と暗期の長さがそれぞれ12時間近辺の光周期で不化率が高く、それから離れるにつれて不化率が低下した。明期または暗期の片方または両方が極端に長いまたは短いと、たとえ明期と暗期の合計が24時間であっても、不化率は低い。不化にたいして、明期および暗期の最適な長さがあり、それはそれぞれ6～18時間である。

### 4.3 考察

#### 4.3.1 サーカディアンリズムの関与について

さまざまな生物現象にサーカディアンリズムが観察されている。昆虫の不化においても、光周期によって位相調節されるサーカディアンリズムが関与していることは数種で知られている (Tanaka, 1961; White, 1968; Mimi's and Pittendrigh, 1968; Nayar et al.,

1973)。しかし上述のように、ヒメギスにおいては、その存在は認められなかった。

#### 4.3.2 暗期における暗→明信号にたいする反応

いろいろな条件におけるふ化の状態をもとにして、暗期における L-on にたいする反応の経時的な変化について考えてみた。

まず、いろいろな長さの暗パルスを与えた実験の結果（図 15, 16, 17, 18）から、L-off 後の L-on にたいする反応の段階を図 33-A に示した。

(a) L-off 後約 2 時間以内は L-on にたいしてほとんど反応しない段階。(b) 2～6 時間目では反応性がやや低い段階。(c) 6 時間目以後は明確に反応する段階となる。そして、L-off 後 12～14 時間で一部は完了し、L-on 信号が与えられなくてもふ化する。(d) (c) 段階でふ化に至らなかった場合に移行する段階で、

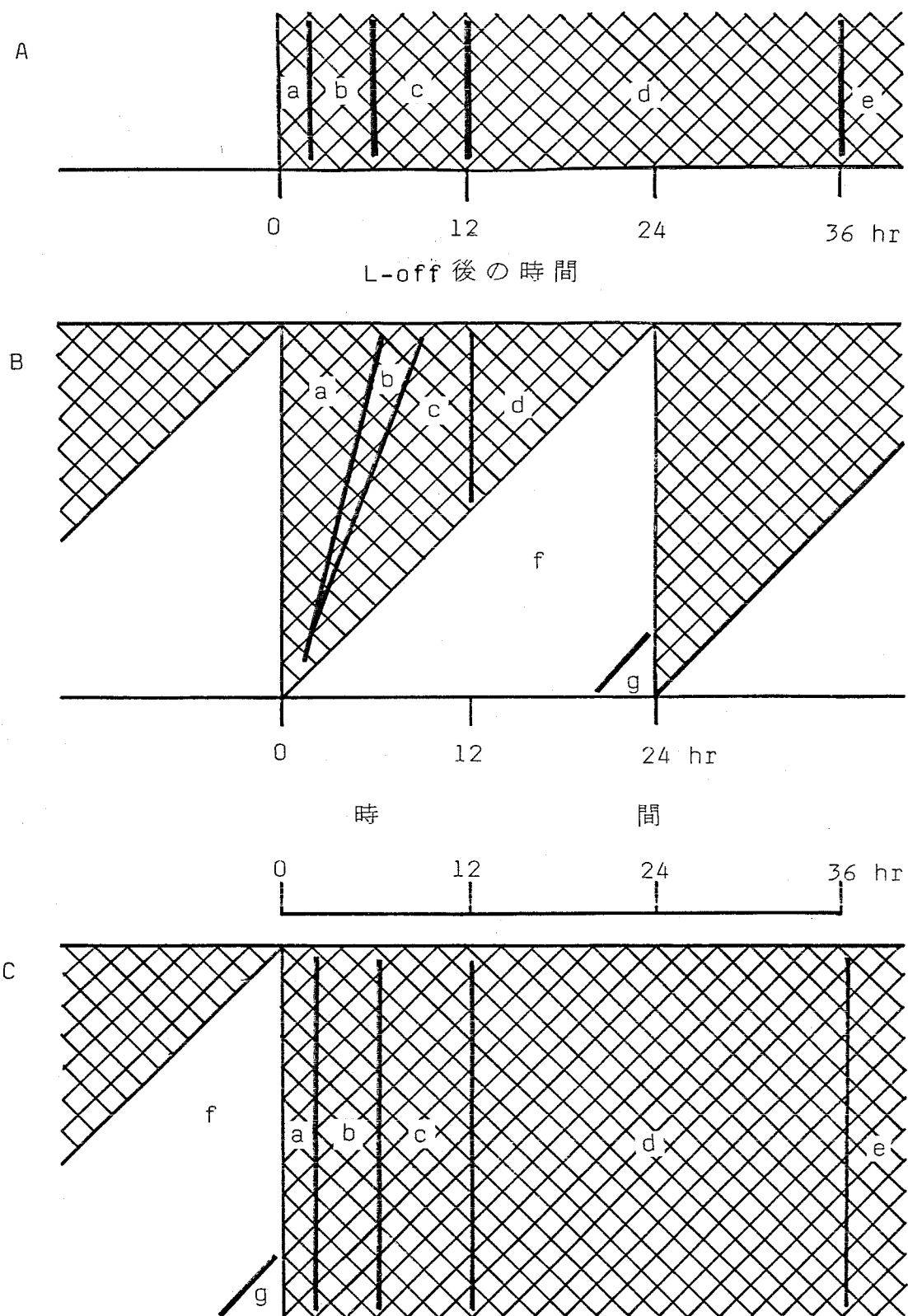


図33 明期および暗期中の状態変化  
 A: L-offステップ. B: 光周期. C: 明パルス  
 □: 明期. ▨: 暗期. 説明は本文を参照.

L-on 信号が与えられればふ化するが、L-on が与えられなければ、ある時間ふ化が抑制される段階。(c) ある期間のふ化の抑制後、不規則にふ化する段階に至る。d 段階は、L-off 後のふ化のピークの後、約 24 時間ふ化しない時間帯が存在することから推察されるが、この点に関してはさらに実験が必要である。c 段階において、L-on が与えられなくてもふ化に至るか、それとも d 段階に移行するかが、いっどのようにして決められるのかは、今のところ不明である。a 段階で明期になるとほとんどふ化しないが、b 段階では明期の長さによって反応が左右され、15 分以下ではほとんどふ化しない。これは、L-on によるふ化行動の解発に関する機構と L-off によって始動する測時反応との間に何らかの関係があるためと考えられる。このことについては後述する。

次に光周期および明パルスにおける暗期中の L-on にたいする反応の結果 (図 22, 23, 24, 26) から、暗期中および明期中のふ化反応の

進行状態を、図33—B, Cに示した。

まず光周期条件下の場合を示した（図33—B）。a段階は、光周期によって異なり、明期が長いほどこの段階の持続時間は短くなる。明期が18時間をこえると2時間またはそれより短くなる。b段階の持続時間もaと同様、明期の長さによって異なり、明期が短いほど長くなる。c段階はL-off後12～14時間で終了し、明期が短いほど短縮される。暗期が16時間より長いとL-off後12～14時間の時間帯にふ化がみられ、c段階で一部ふ化に至る場合がある。c段階でふ化しなかった個体は、L-onが与えられればふ化するが、与えられなければふ化しないd段階に入る。光周期条件下（T=24時間）では、この段階でL-onが与えられるから、それに反応してふ化する。ふ化しなかった個体は、明期中はふ化が抑制されるf段階となる。しかし、明期が20時間をこえる光周期では、L-on後20時間前後にふ化がみられており、一部ふ化する段階gに至ると



考えられる。

いろいろな長さの明パルスを与えた場合も、本質的には上記と同様である（図33-C）。

しかし、光パルスのくりかえしがないため、d段階に続いて、L-offステップの場合と同様にe段階に入る。

以上のことから、暗期中のL-onにたいする反応パターンにおいて、a, bおよびc段階は、暗期に先行する明期の長さの影響を受けている。これは、ふ化に至る測時反応には、L-offのみではなく、L-onおよび明期の長さも関与していることを示しており、両方の信号によって始動する測時反応が存在すると考えられる。

## 5. 変化を誘導する時刻機構と温度周期の関係

昆虫の行動時刻の調節には、光周期が重要な意味を持っているが、温度周期の影響も軽視できない。温度周期は光周期にくらべると、時刻信号としては劣っている。しかし、いろいろな行動時刻の決定や生活史の調節に、温度周期がかかわりを持つことを示す多くの報告がある (Scott, 1936; Bently et al. 1941; Cloudsley-Thompson, 1953; Bateman, 1955; Harker, 1956; Pittendrigh, 1958, 1960, 1966; Pittendrigh and Bruce, 1959; Bünning, 1959; Moriarty, 1959; Bruce, 1960; Sweeney and Hastings, 1960; Roberts, 1960, 1962; Beck, 1962; Menaker and Gross, 1965; Goryshin and Kozlova, 1967; Zimmermann et al., 1968; Saunders, 1973; 新井, 1975, 1976 a, b; Arai, 1979 a, b, c; Masaki and Kikukawa, 1981)。

ヒメギスのふ化においても、図1に示したように温度周期のみによってもふ化時刻が決まるから、一定の光条件の下でいろいろな温度変化を与え、ふ化を観察した。

### 5.1 実験方法

多くの場合、急激な温度変化をともなう温度周期を与えたが、連続的な温度変化の効果も調べた。急激な変化は、温度の異なる恒温器または恒温室間を移動させ、連続変化はプログラムできる恒温器を用いた。急激な移しかえの場合には、シャーレ内の湿ったろ紙上（卵を保った場所）の温度は、2～3分以内で平衡状態になった。

DD, LL およびいろいろなレベルの照度を用いたが、その調節法は4.1で述べたのと同様である。

## 5.2 結果

### 5.2.1 温度周期の影響

温度レベルを 30、25、20、15、10 および 7.5 °C とし、高温相と低温相をそれぞれ 12 時間として、DD でいろいろな温度周期を与えた (図 34)。30°C / 25°C では、温度低下後 8 時間前後に少数ながらふ化した。それ以外の温度周期では、温度の組み合わせいかんにかかわらず、温度上昇前後にふ化が集中した。しかし、温度低下を基準としたふ化の平均時刻は、処理によってやや異なっていた。高温相の温度レベルが同じ場合、低温相の温度が低いほどわずかにふ化が遅れる傾向がみられた。また低温相の温度が同じだと、高温相の温度レベルが異なっても、ほぼ同じ頃にふ化のピークがみられた。

どの処理でも温度上昇以前にふ化が始まるから、単に温度上昇に反応してふ化したので

低温相 ( °C )	高温相 ( °C )	ふ 化 数 (匹)										平均ふ化時刻 土 標準 偏差	ふ 化 率 ( % )	
		低温相					高温相							
25	30					1	3						8.5±1.00	8
20							9	13		16	1		11.5±1.68	78
15								18		18			12.0±1.01	72
10							6	14		25	1		11.9±1.50	92
7.5								3		41			12.9±0.51	88
20	25					2	12	8	5	4			10.8±2.33	62
15							1	11	30	2			12.5±1.15	88
10							1	10	36				12.5±0.98	94
7.5								3	45				12.9±0.49	96
15	20						4	11	34				12.2±1.28	98
10							2	8	37				12.5±1.06	94
7.5								2	45				12.9±0.41	94

06121824  
時 間  
hr

0 6 12 18 24 hr  
時 間

図34 ふ化時刻にたいする温度周期の影響(全暗黒). 1処理50卵.  
平均ふ化時刻は観察時の中間値とした.

はなく、それ以前に与えられた信号に反応する測時機構が関与していると思われる。またふ化時刻の決定には、特定の温度レベルの組み合わせではなく、温度変化そのものがあればよい。またどの処理でもほぼ同時刻にふ化のピークが現われ、この反応に関与する測時系は温度補償性であった。

図34における温度周期の幅は、最小 $5^{\circ}\text{C}$ であった。そこで、どの程度の温度差まで反応できるのかを調べるため、 $29\sim 15^{\circ}\text{C}$ のいろいろな温度レベルで温度差 $2^{\circ}\text{C}$ の周期を与えた。高温相と低温相をそれぞれ12時間とし、DDおよびLLでふ化を観察した。

ふ化のピークは、どの組み合わせでもDDでは温度低下後8～14時間(図35)、LLでは4～8時間頃とみられた(図36)。このことは、 $2^{\circ}\text{C}$ の温度差でも時刻信号となり得ることを示している。温度低下からふ化までの時間は、温度差 $5^{\circ}\text{C}$ の場合よりやや短く、ふ化のばらつきが大きくなる傾向がみられた。温

低温相 ( °C )	高温相 ( °C )	ふ 化 数 (匹)										平均ふ化時刻 ±標準偏差	ふ化率 ( % )
		低温相					高温相						
27	29			1								7.00	2
25	27			1	1					1		11.00±1.63	6
23	25			6	4	8				2		9.60±2.01	40
21	23	1	2	12	4					6	2	10.33±2.43	54
19	21		7	15	6					8	1	9.97±2.21	74
17	19	1	1	12	10					14	2	11.05±2.17	80
15	17		2	9	7					25	1	11.64±1.94	88

0

6

12

18

24 hr

時間

0 6 12 18 24 hr  
時 間

図35 ふ化時刻にたいする温度差2°Cのいろいろな温度の組み合わせの温度周期の影響(全暗黒).  
1処理50卵. 平均ふ化時刻は観察時の中間値とした.

低温相 ( °C )	高温相 ( °C )	ふ 化 数 (匹)										平均ふ化時刻 ±標準偏差	ふ化率 ( % )	
		低温相					高温相							
27	29													0
25	27													0
23	25				3	1							7.50±0.87	8
21	23			2	2	2	1			1			8.25±2.63	16
19	21		2	5	3	2	1			1			6.71±2.81	28
17	19		2	12	8	4	2				1		6.79±2.80	58
15	17		2	17	10	4	2			2			6.62±2.41	74
		0	6	12	18	24 hr								

時間

時 間

図36 ふ化時刻にたいする温度差2°Cのいろいろな温度の組み合わせの温度周期の影響(全照明).  
1 処理 50卵. 平均ふ化時刻は観察時の中間値とした.



度差の大小が測時の正確さに影響するのであろう。また光の有無がふ化時刻に影響するのは、非常に興味深い現象である。これに関しては後に考察する。

次に高温相（ $25^{\circ}\text{C}$ ）と低温相（ $15^{\circ}\text{C}$ ）の時間を変えてふ化時刻を調べた。DDにおいて、高温相が4時間以上20時間以下の処理区では、温度上昇後2時間以内にふ化のピークがみられた（図37）。しかし、高温相が12時間より短い場合、温度低下後10～14時間頃にもふ化するものが多く、高温相が短いほどふ化のばらつきが大きくなった。また高温相が8時間より短くなると、温度上昇の後のふ化数よりも、その前の温度低下後10～14時間頃のふ化数のほうが多くなった。 $25^{\circ}\text{C}$ と $15^{\circ}\text{C}$ がそれぞれ12時間の条件下では、温度上昇前後の4時間にふ化が集中した。（ $15^{\circ}\text{C}$ ）8時間／（ $25^{\circ}\text{C}$ ）16時間では、温度上昇後2時間以内、（ $15^{\circ}\text{C}$ ）4時間／（ $25^{\circ}\text{C}$ ）20時間では、温度上昇後2時間およびそれに続く2時間にはほと

15°C	25°C	ふ 化 数 (匹)											
24hr	0hr	3	5	6	9	9	11	2	6	6	1	1	1
23	1	5			2	8	13	15	17	5	4		2
22	2				1	9	17	13	16	6	3		6
20	4					10	11	15	2	5	2	21	
16	8						7	22	21	24			
12	12					6	24	38	2				
8	16				1	54	3						
4	20		1	28	10								
2	22		1	6	4		1						
1	23		2	2	9	3							
0	24											1	1

0                      6                      12                      18                      24 hr

時    間

図37 ふ化時刻にたいする温度周期(25°C:15°C)の影響<sup>B</sup>(全暗黒).  
 1 処理 80卵. □: 25°C. ▨: 15°C.

んどの卵がふ化した。高温相が22時間以上になると、ふ化のピークは温度上昇後2~4または5~7時間にみられるようになった。またばらつきが大きくなった。

LLにおけるふ化のピークはDDの場合と異なり、 $(15^{\circ}\text{C})$  2時間 /  $(25^{\circ}\text{C})$  22時間をのぞいて低温相にみられた(図38)。高温相が短いほど温度低下からふ化のピークまでの時間が長くなる傾向がみられた。

この結果は次のように要約できる。ふ化時刻の決定に温度上昇および温度低下の両方の信号が関与している。またそれらの信号によって始動すると考えられる測時系の進行過程は、光の影響を受ける。

次に温度が連続的に変化する周期でのふ化のパターンを観察した。最高 $25^{\circ}\text{C}$ と最低 $15^{\circ}\text{C}$ の間を12時間で上昇および降下する周期を用いた。DDでは最低温度の時刻から2~4時間、LLでは最低温度の時刻を中心にふ化のピークがみられた(図39)。

15°C	25°C	ふ 化 数 (匹)											
24hr	0hr	5	7	8	5	3	7	3	2	3	1	1	2
23	1	1		7	2	16	12	4	3	2	6	4	2 3
22	2			9	13	18	14	5	1	1	3	1	1
20	4		4	5	18	21	18						1
16	8			13	43	6	8	3	2				
12	12		10	29	24	9	2						
8	16	1	20	20	9	16							
4	20	3	26	7	3								
2	22	3	8	2									
1	23	1			1								
0	24			1			1						

0                      6                      12                      18                      24 hr

時    間

図38 ふ化時刻にたいする温度周期(25°C=15°C)の影響(全照明).  
1 処理 80 卵. 記号の説明は図37を参照.

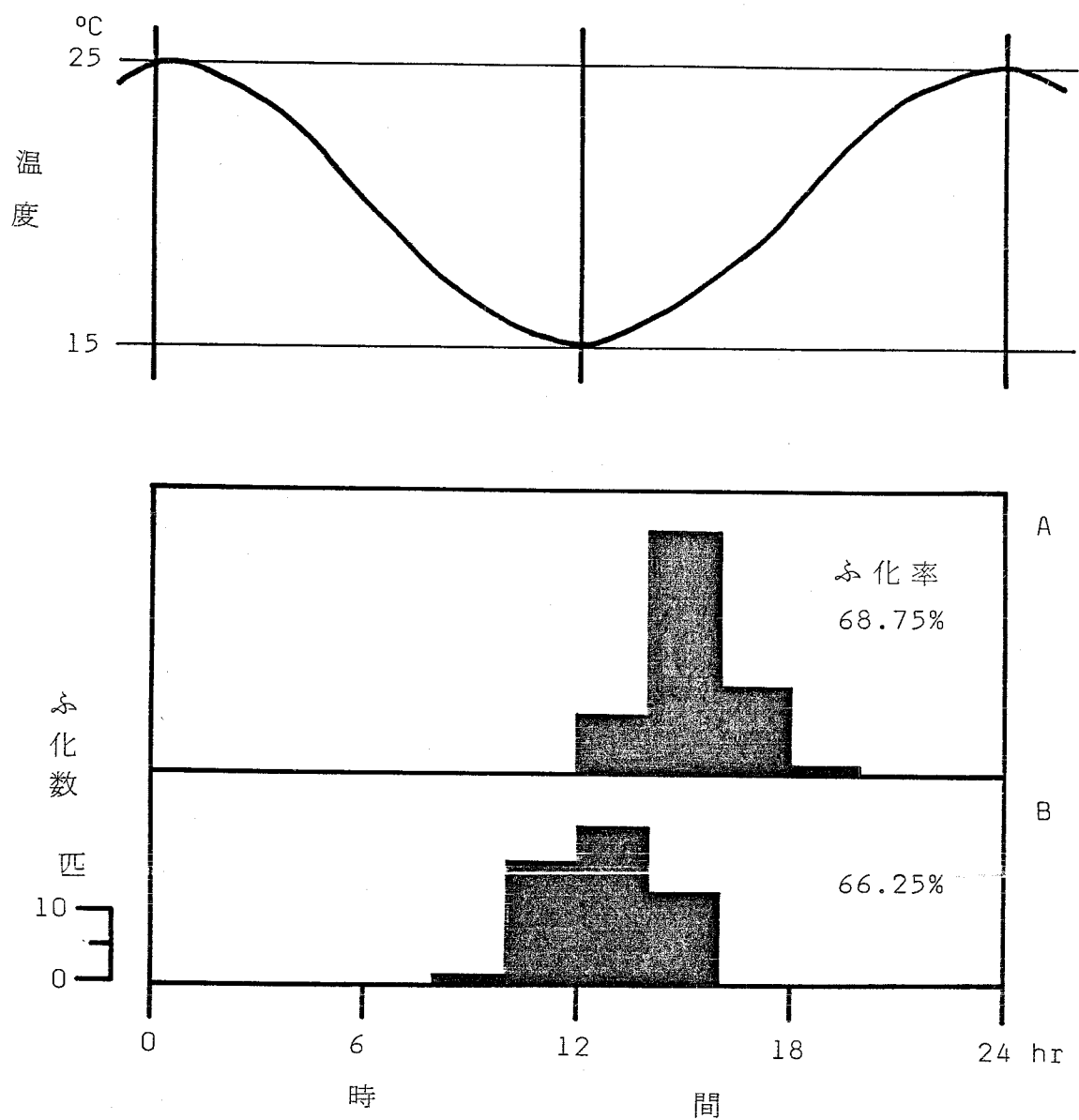


図39 ふ化時刻にたいする漸次的に変化する温度周期の影響。  
1 処理 80 卵。 A: 全暗黒。 B: 全照明。

次に  $15^{\circ}\text{C}$  から  $25^{\circ}\text{C}$  へ 1 時間で上昇し、23 時間でもとのレベルに降下する周期を用いた。

DD では最低温度前後、LL では DD より約 2 時間ほど早くふ化のピークがみられた (図 40)。これとは逆に、23 時間で上昇し、1 時間で降下する場合は、DD では最低温度の時刻から 7 ~ 9 時間、LL では 5 時間頃にふ化のピークがみられた (図 41)。

温度がゆるやかに上昇または降下しても、温度上昇または温度低下の信号を受けとっていることがわかる。

### 5.2.2 内因性リズムが関与しているか

光周期によって位相調節されるサーカディアンリズムの関与は認められなかったが、温度周期の場合はどうであろうか。 $25^{\circ}\text{C}$  と  $15^{\circ}\text{C}$  をそれぞれ 12 時間とする温度周期を与え、途中で恒常条件に移してふ化リズムの持続性を調べた。DD で温度周期を与えると、温度上

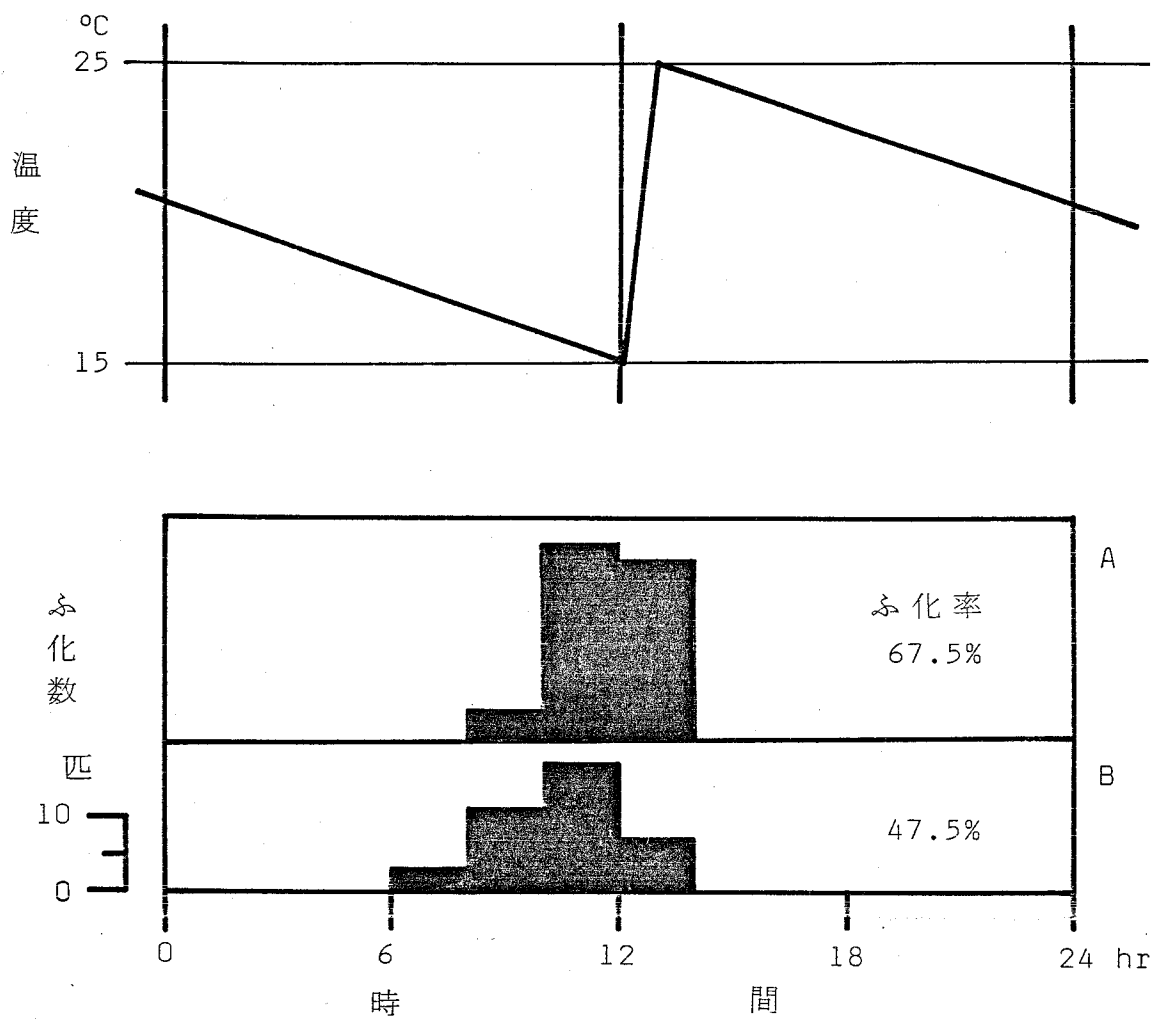


図40 孵化時刻にたいする漸次的に変化する温度周期の影響。  
1 処理 80卵。 A: 全暗黒。 B: 全照明。

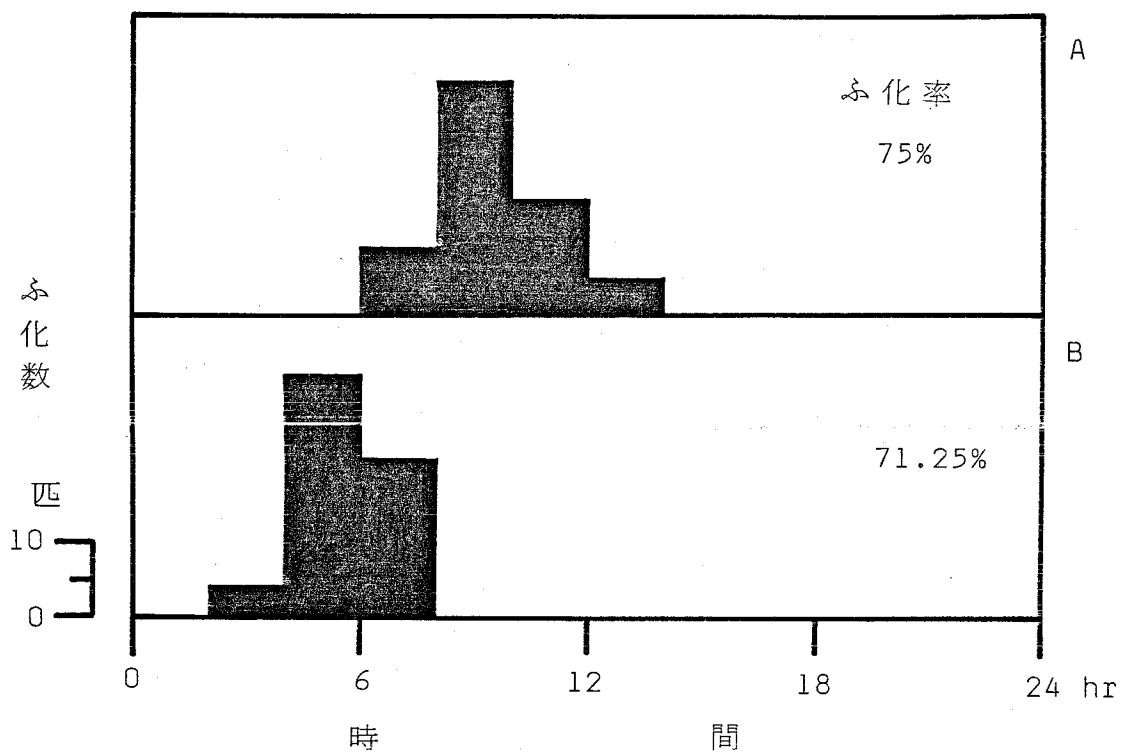
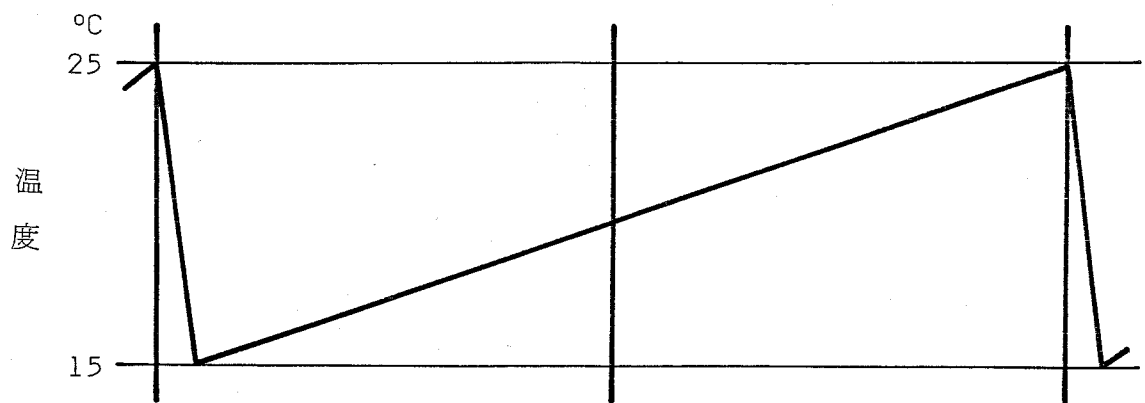


図41 ふ化時刻にたいする漸次的に変化する温度周期の影響。  
1処理 80卵。 A:全暗黒。 B:全照明。



昇前後にふ化のピークがみられた(図42-A)。温度周期を与えた後25℃恒温に保つと、それ以後はほとんどふ化しなかった(図42-B)。実験開始後18日目以後もほとんどふ化せず死した。15℃恒温に移すと、移行後10~18時間にふ化のピークがみられ、それから約24時間にはほとんどふ化がみられず、その後是不規則にふ化した(図42-C, D)。LLでは、温度低下後6時間前後にふ化のピークがみられた(図42-E)。25℃恒温に移すと、DDの場合と同様ほとんどが死した(図42-F)。15℃恒温に移した場合、温度低下後6時間にふ化のピークがみられた後、やはり約24時間ふ化しない時間帯が存在した。それ以後は不規則にふ化した(図42-G)。

このように、サーカディアンリズムの関与は認められなかった。しかし、光周期の実験におけると同様に、環境サイクルの消失直後にふ化が抑制される時間帯があった。これは、温度周期に同調する内因リズムが存在し、そ

実験開始後

11日目

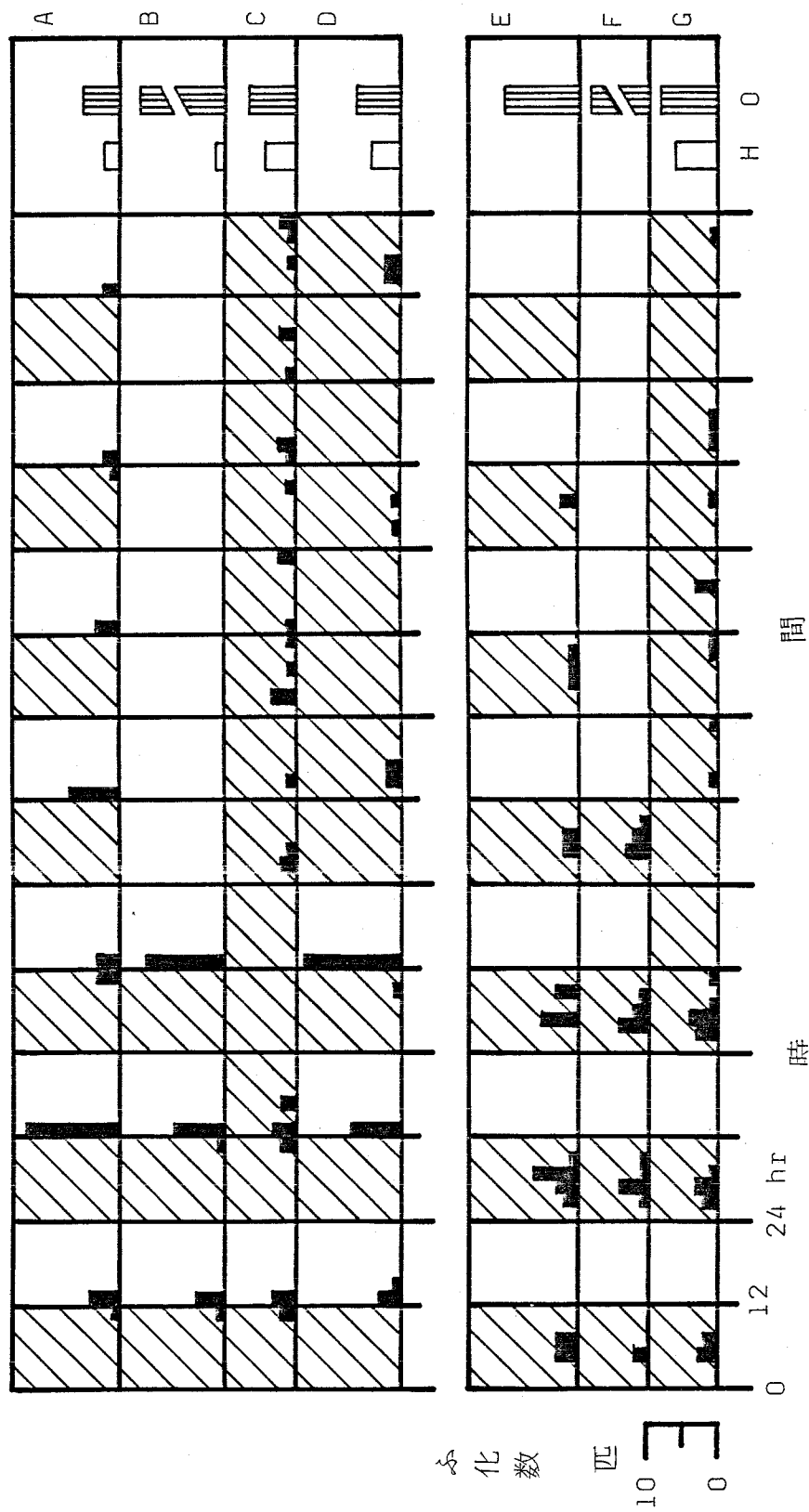


図42 温度周期 (25:15°C, 各12時間) に同調する体内リズムのテスト. 1 処理 50 卵.  
 A~D: 全暗黒. E~G: 全照明. A・E: 25:15°C, 各12時間.  
 B・F: 25:15°C → 25°C. C・D・G: 25:15°C → 15°C.  
 H: 実験開始後18日目以後の孵化数. 0: 死亡卵数. 他は図37を参照.

れが攪乱されたためか、あるいは温度上昇または温度低下信号によって始動する測時系の支配から、ふ化反応が解放されるまでの時間を意味するものと考えられる。

次に  $25^{\circ}\text{C}$  と  $15^{\circ}\text{C}$  をそれぞれ 12 時間とした温度周期を与え、その途中で 1 回だけ低温相または高温相の長さを変えて位相をずらせる実験をした。もし内因性のリズムが関与しているなら、新しい周期に同調してふ化するまでに移行相が観察されるはずである。

まず 4 ~ 48 時間の低温相を挿入して位相をずらせた場合、DD では 4 時間の低温相の後の温度上昇にはふ化はみられなかった (図 43)。8 および 12 時間の低温相後では、2 時間以内にふ化がみられた。それ以上低温相を長くすると、温度低下後 12 時間頃にふ化のピークがみられ、その後の温度上昇ではほとんどふ化しなかった。

LL では、低温相を 4 時間とした処理では、温度低下後 2 ~ 6 時間に少数ながらふ化した

実験開始後

10日目

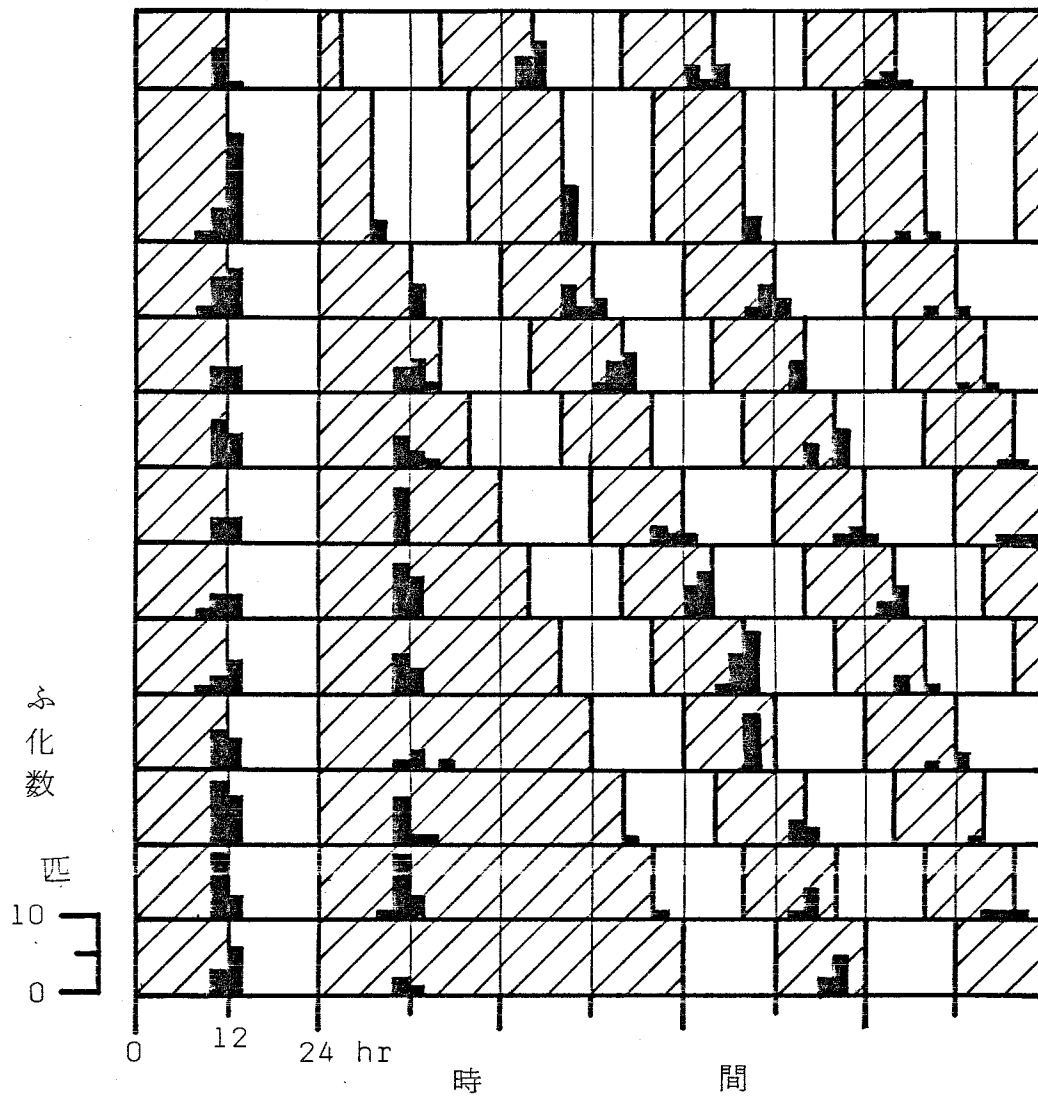


図43 ふ化時刻にたいする温度周期(25:15℃, 各12時間)後の  
低温相の延長(4~48時間)による位相変位の影響(全暗黒).  
1処理 100卵. 記号の説明は図3を参照.

(図44)。 8時間より長くなると温度低下後6時間前後にふ化のピークがみられ、温度上昇後にはふ化はみられなかった。

位相変位後の温度周期(12時間高温:12時間低温)では、DDでもLLでもほとんどすぐに新しい周期に同調してふ化するが、位相変位時の低温相が12時間より長くなる処理では、変位完了後のふ化のピークが、温度低下を基準としてみるとやや早まる傾向がみられた。

次に高温相を4~36時間として位相変位した場合、DDでもLLでも高温相の延長中はふ化が抑制された(図45, 46)。温度周期の位相変位後は、ほぼ新しい周期に同調してふ化するが、変位が大きい処理において、ピークがやや早まる傾向がみられた。

以上のように、移行相とみられる反応は観察されず、サーカディアンリズムとの関与は証明されなかった。

実験開始後

12日目

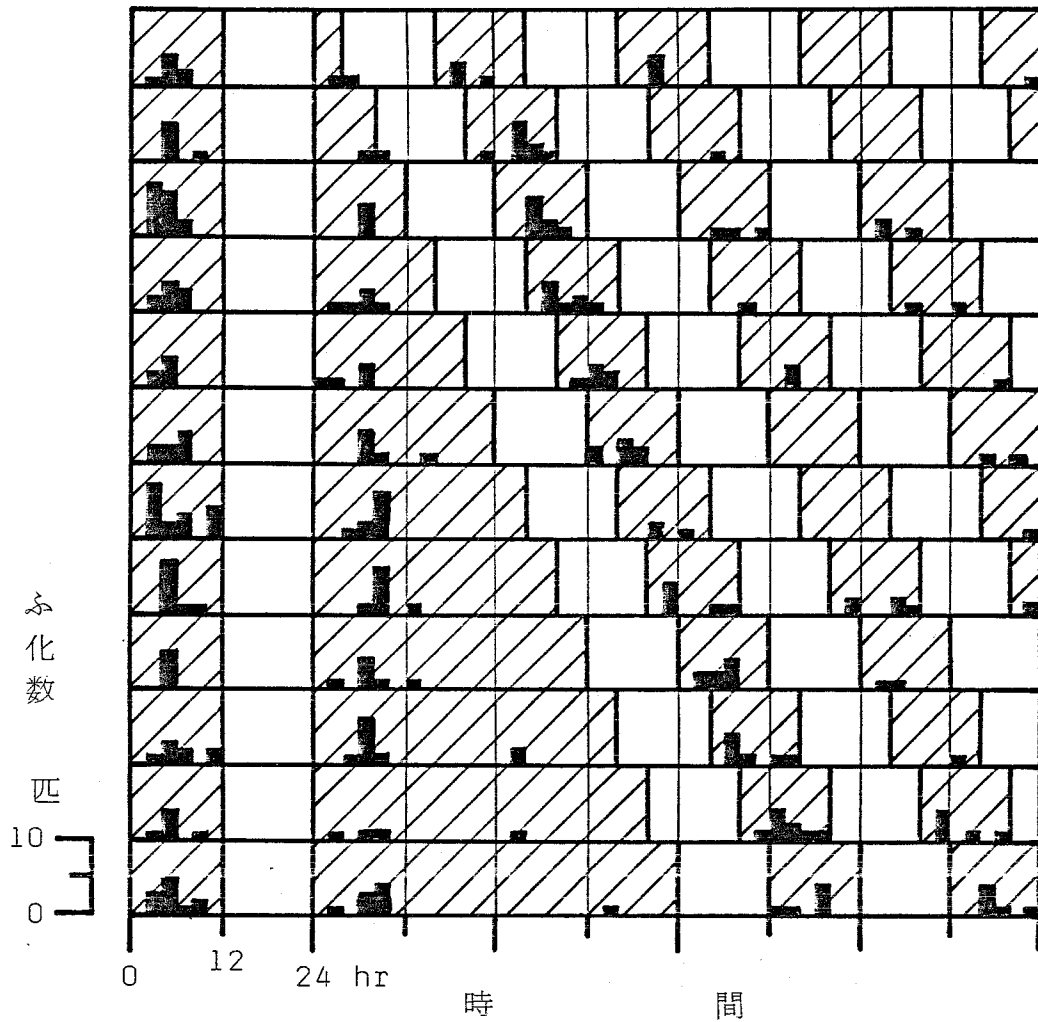


図44 孵化時刻にたいする温度周期 (25: 15°C, 各12時間) 後の低温相の延長 (4~48時間) による位相変位の影響 (全照明). 1処理 100卵. 記号の説明は図37を参照.

実験開始後

10日目

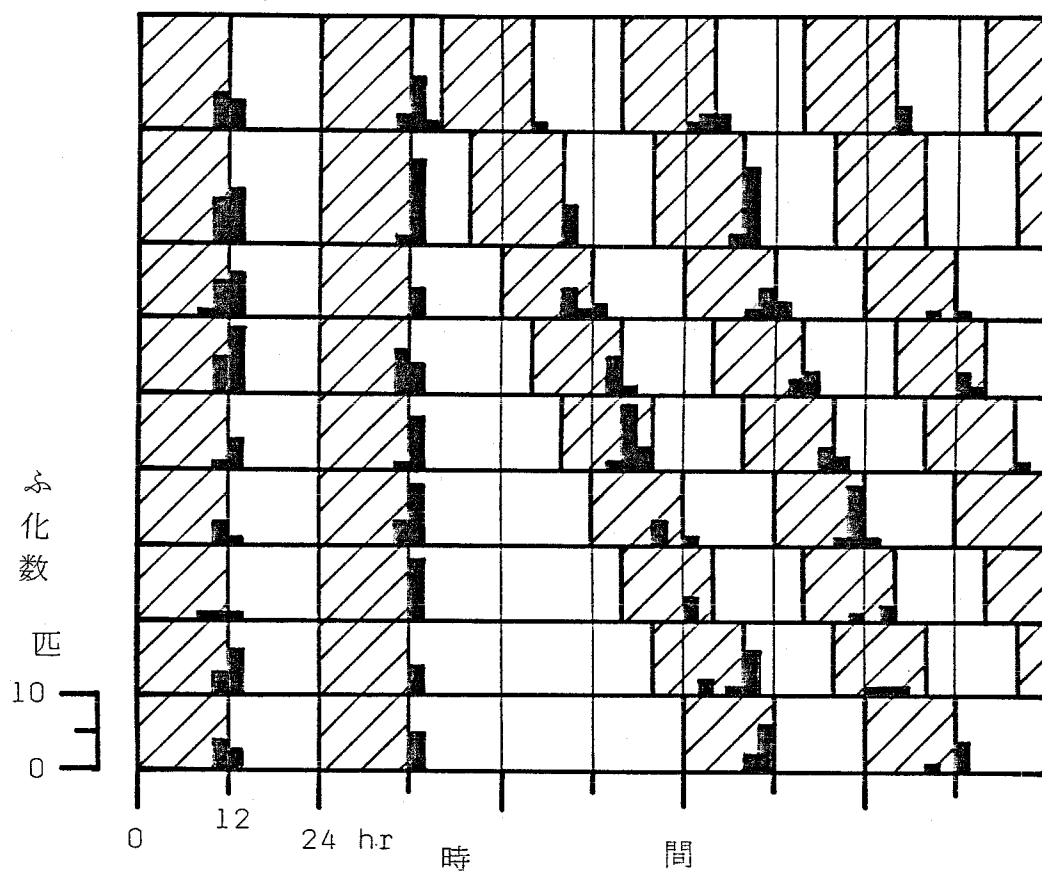


図45 ふ化時刻にたいする温度周期 (25:15℃, 各12時間) 後の  
高温相の延長 (4~36時間) による位相変位の影響 (全暗黒).  
1 処理 100 卵, 記号の説明は図3を参照.

実験開始後  
11日目

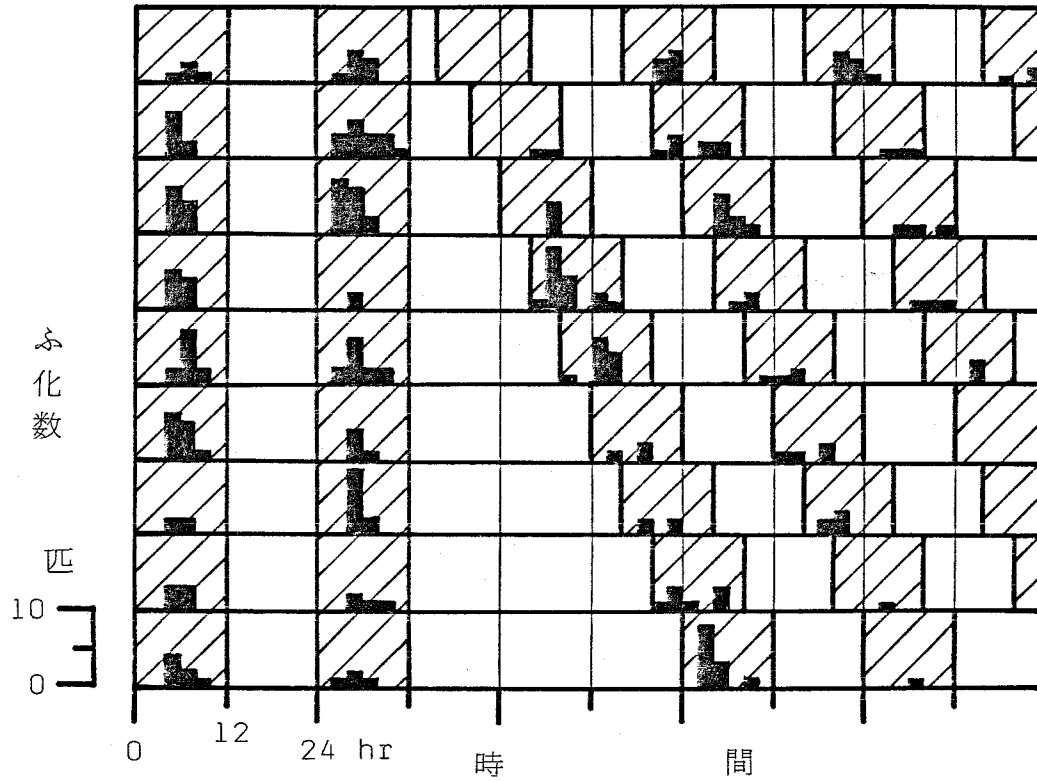


図46 孵化時刻にたいする温度周期 (25:15℃, 各12時間) 後の  
高温相の延長 (4~36時間) による位相変位の影響 (全照明).  
1 処理 100卵. 記号の説明は図37を参照.



### 5.2.3 非24時間温度周期の影響

ふ化リズムのサーカディアン性について、さらに検討するために、高温相を $25^{\circ}\text{C}$ 、低温相を $15^{\circ}\text{C}$ とし、長さの比を $1:1$ として周期長( $T$ )をいろいろに変えた場合のふ化パターンを調べた。

$T=4$  時間の場合、DD、LL いずれの条件でもばらついてふ化し、周期性はなかった(図47-A, 図48-A)。  $T=12$  時間では、DD、LLともに温度上昇前後にふ化が集中した(図47-B, 48-B)。  $T=24$  時間では、DDでは温度上昇前後、LLでは温度低下後6時間前後にふ化のピークがみられた(図47-C, 48-C)。  $T \geq 36$  時間では、周期長に関係なく、DDでは温度低下後10~12時間(図47-D~M)、LLでは温度低下後6時間頃(図48-D~M)にふ化のピークがみられ、温度上昇前後ではほとんどふ化しなかった。

$T=12$  時間付近において、温度周期とふ化

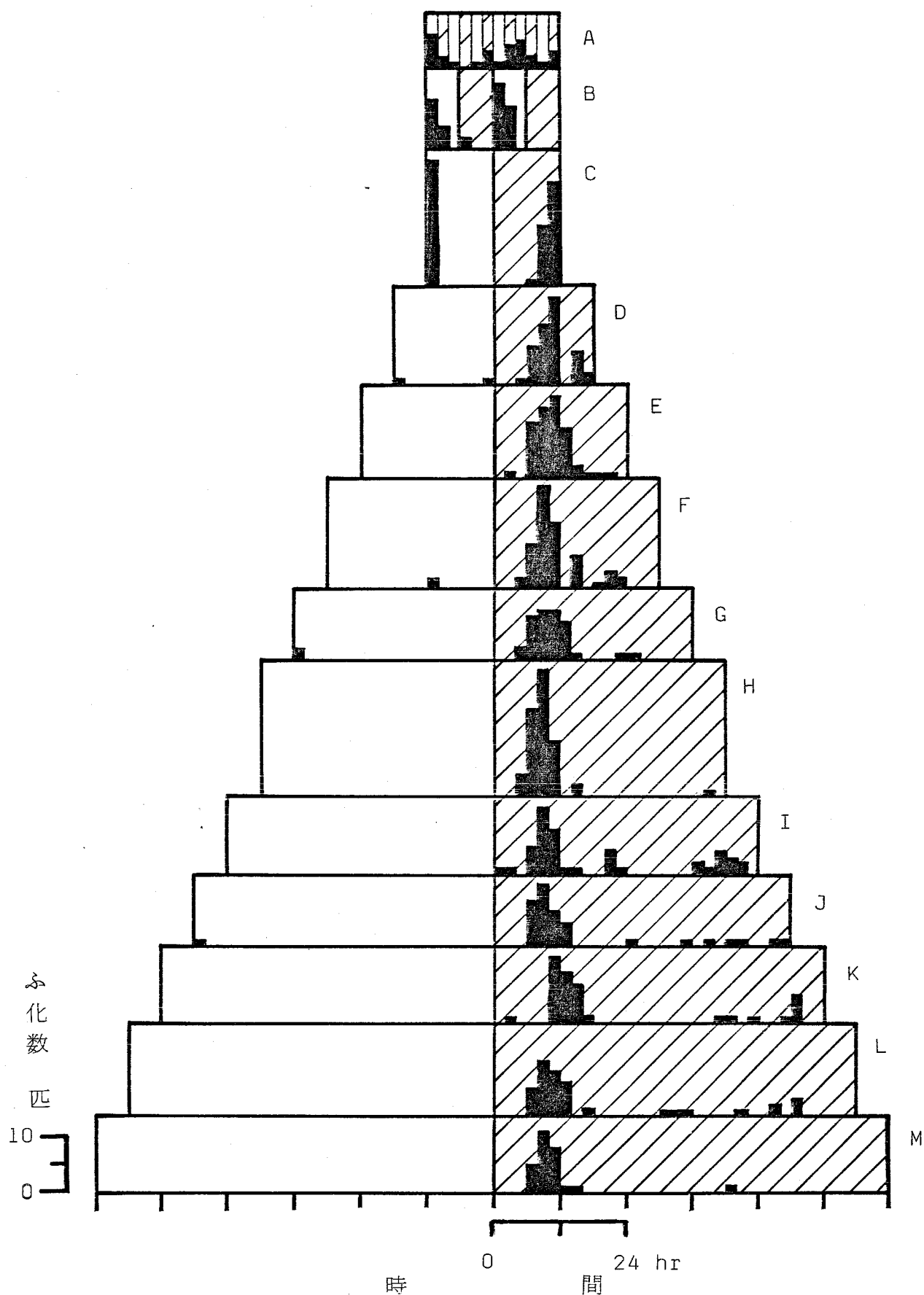


図47 ふ化時刻にたいする非24時間温度周期 (25:15°C) の影響 (全暗黒).  
 1 処理 80 卵. A: 25°C, 15°C 共に 2 時間. B: 6 時間. C: 12 時間. D: 18 時間.  
 E: 24 時間. F: 30 時間. G: 36 時間. H: 42 時間. I: 48 時間. J: 54 時間.  
 K: 60 時間. L: 66 時間. M: 72 時間. 他は図37を参照.

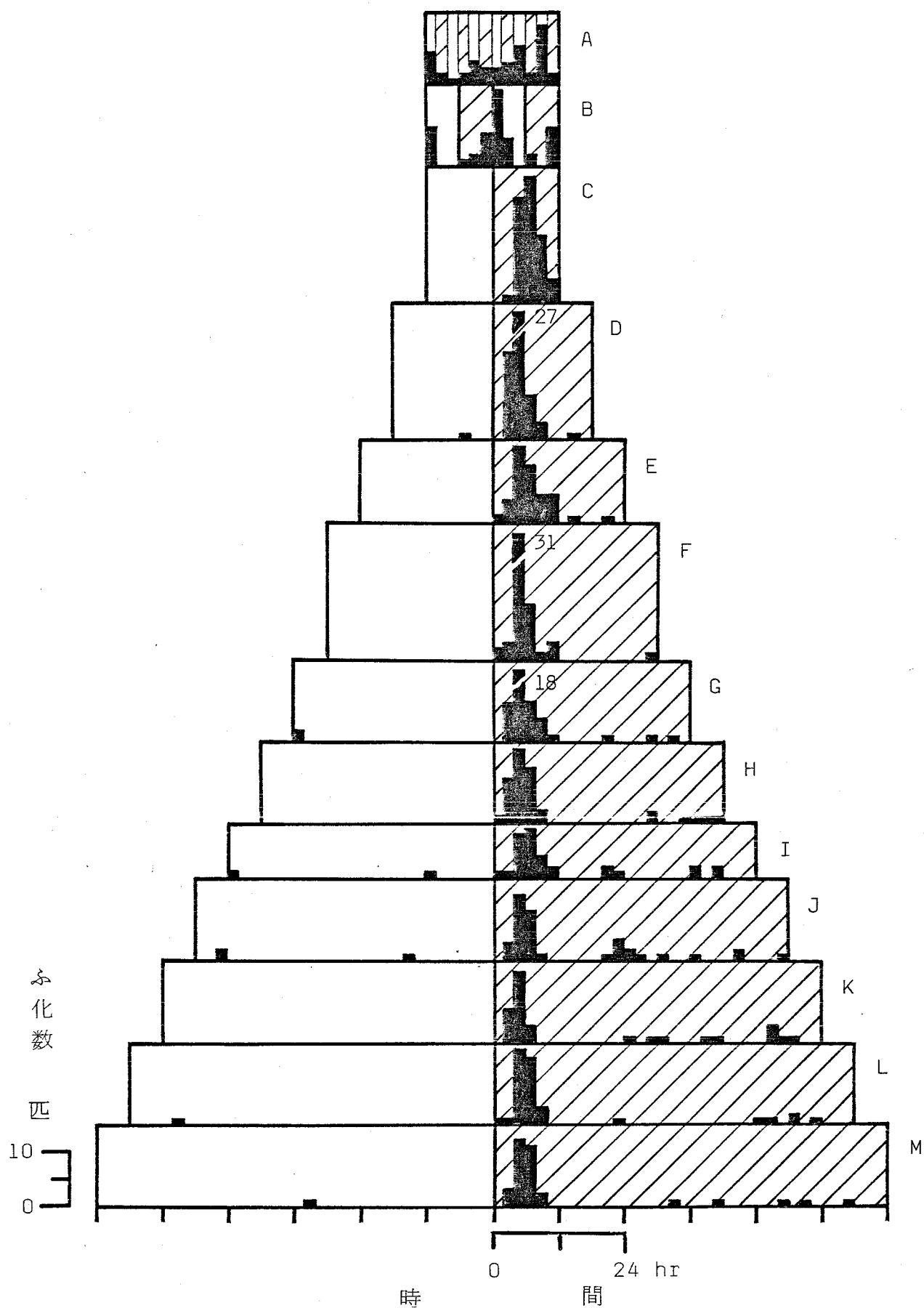


図48 不化時刻にたいする非24時間温度周期 (25:15°C) の影響 (全照明).  
1処理 80卵. 記号の説明は図37, 47を参照.

のタイミングの関係が変化するようなので、  
 $T = 8$  時間から  $T = 36$  時間の間をさらに詳細に調べた。 $T = 8, 12, 16$  時間の場合、DD、LL いずれの条件でも温度上昇前後に氷化が集中した（図49-A, B, C, 50-A, B, C）。DD においては、 $T = 20, 24, 28$  時間でも温度上昇前後に氷化のピークがみられたが（図49-D, E, F）、 $T = 32, 36$  時間では温度低下後10～12時間および温度上昇後2時間以内の2ヵ所に氷化のピークがみられた（図49-G, H）。LL では  $T \geq 20$  時間の場合、温度低下後6時間頃に氷化のピークがみられ、DD の場合と異なっていた（図50-D～H）。

次に、12、24、48 および72時間の高温相と低温相を組み合わせた非24時間周期を与えて、氷化を観察した。どの組み合わせでも、DD では温度低下後10～12時間、LL では温度低下後6時間頃に氷化のピークがみられただけで、氷化に24時間の周期性は認められなかつ

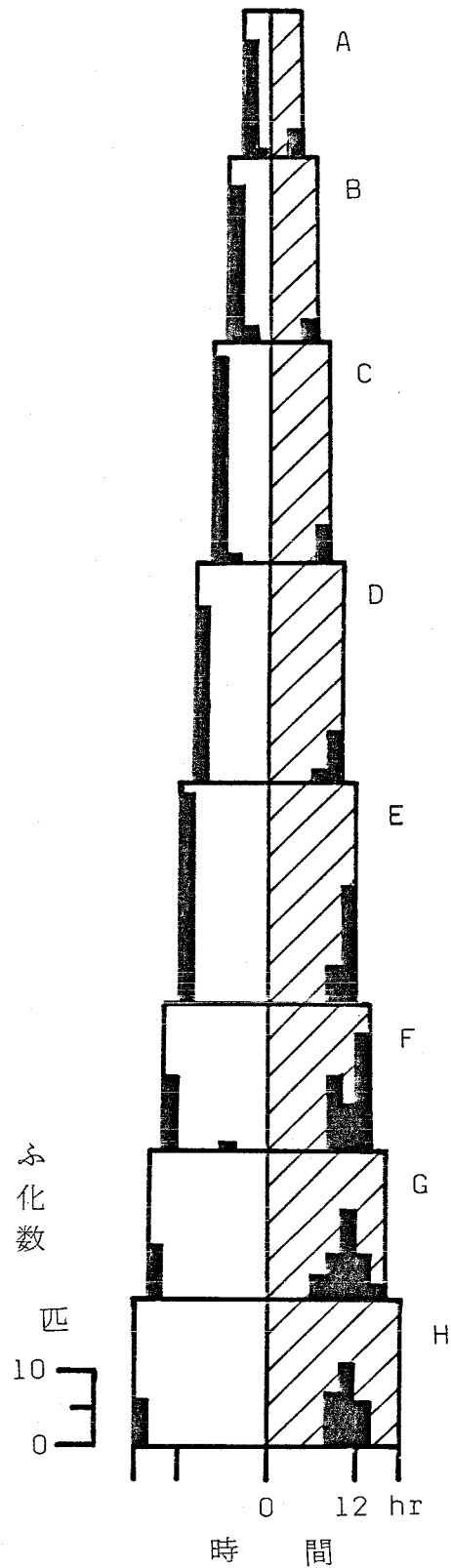


図44 孵化時刻にたいする非24時間温度周期 (25:15°C) の影響 (全暗黒). 1 処理 70 卵.  
 A: 25°C, 15°C 共に4時間. B: 6時間. C: 8時間  
 D: 10時間. E: 12時間. F: 14時間. G: 16時間  
 H: 18時間. 他は図37を参照.

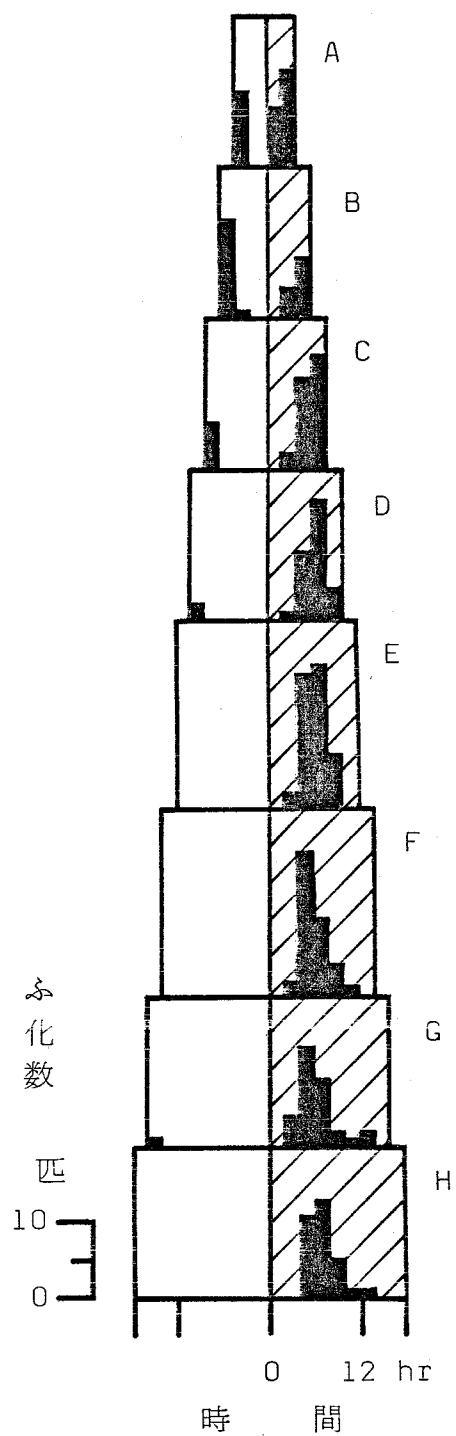


図50 ふ化時刻にたいする非24時間温度周期(25:15°C)の影響(全照明). 1処理70卵.  
 記号の説明は図37, 49を参照.

た (図 51, 52)。

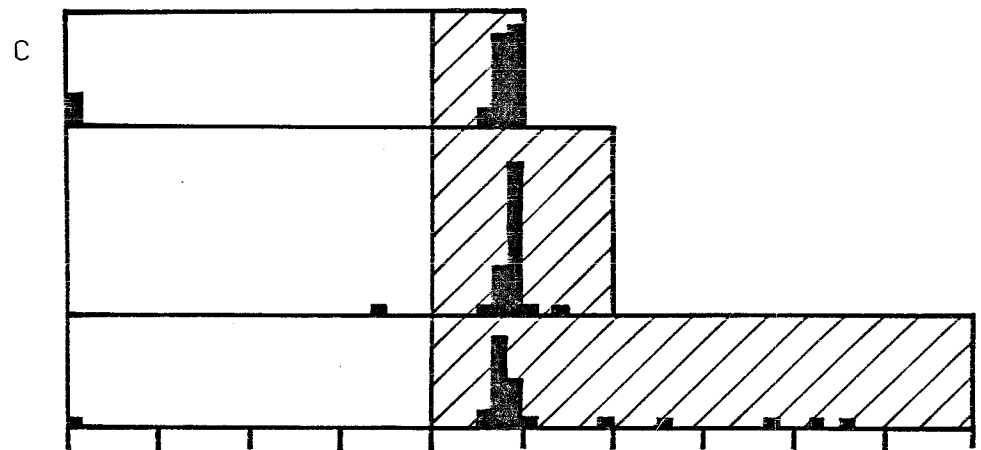
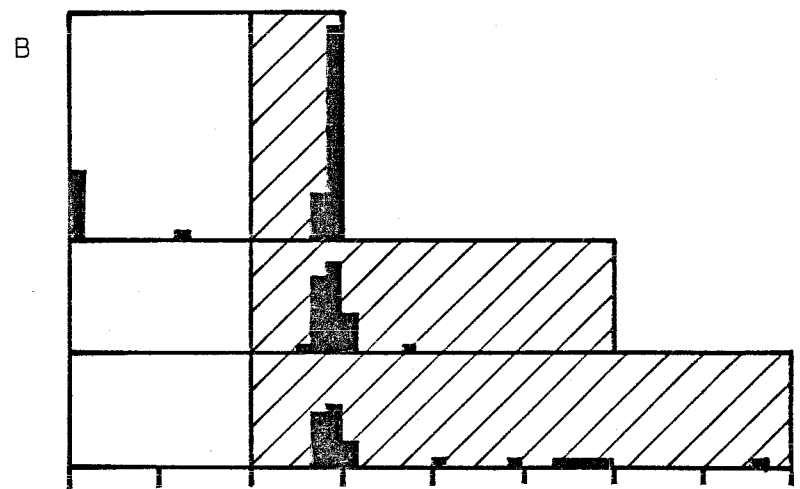
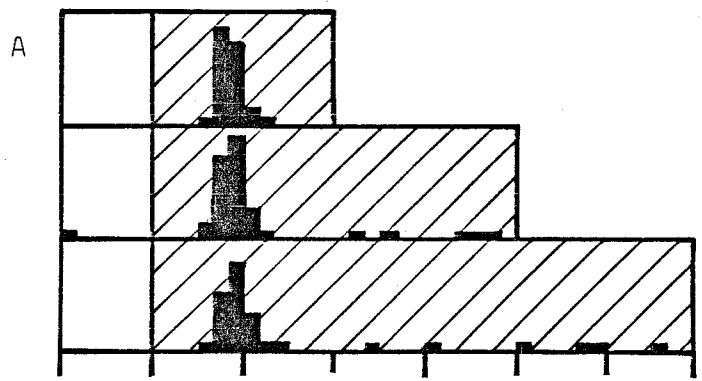
以上のことから、温度によるふ化時刻の決定にも、サーカディアンリズムの関与は認められないが、温度低下信号によって始動する測時反応の存在が示唆された。温度上昇信号の効果については、後にさらに詳しく検討する。

#### 5.2.4 温度低下信号とふ化時刻の関係

##### 5.2.4.1 温度低下単一信号の影響

ふ化時刻の決定に関与する温度低下信号の影響を確認するため、DD および LL の下でいろいろな温度差の温度低下単一信号 (温度低下ステップ) を与えて、ふ化のパターンを観察した。高温相と低温相の温度差は 5~18℃とした。

温度レベルにも温度差にもかかわりなく、DD では温度低下後 10 時間頃、LL では 6 時





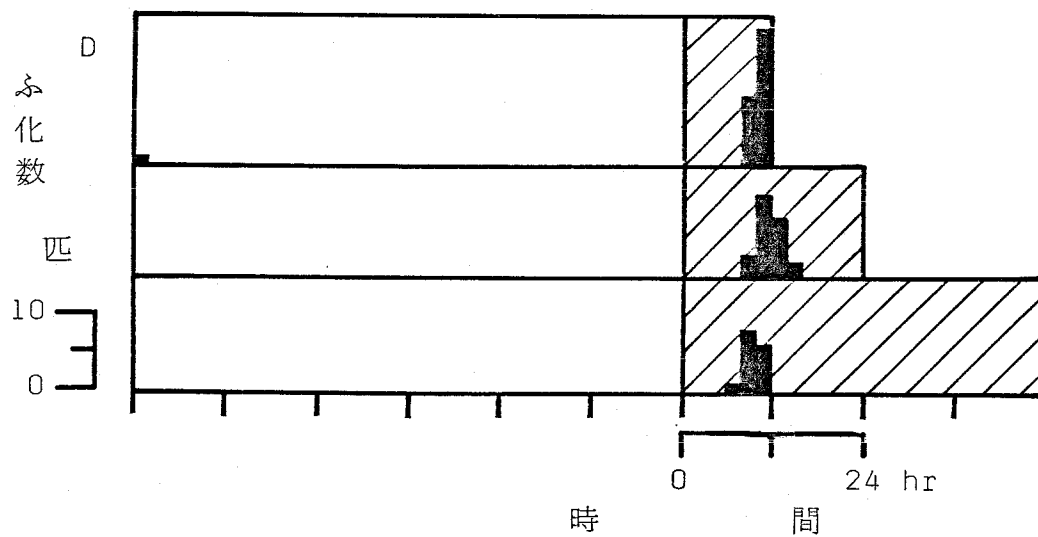


図51 孵化時刻にたいする非24時間温度周期 (25:15°C) の影響  
(全暗黒). 1 処理 70 卵.

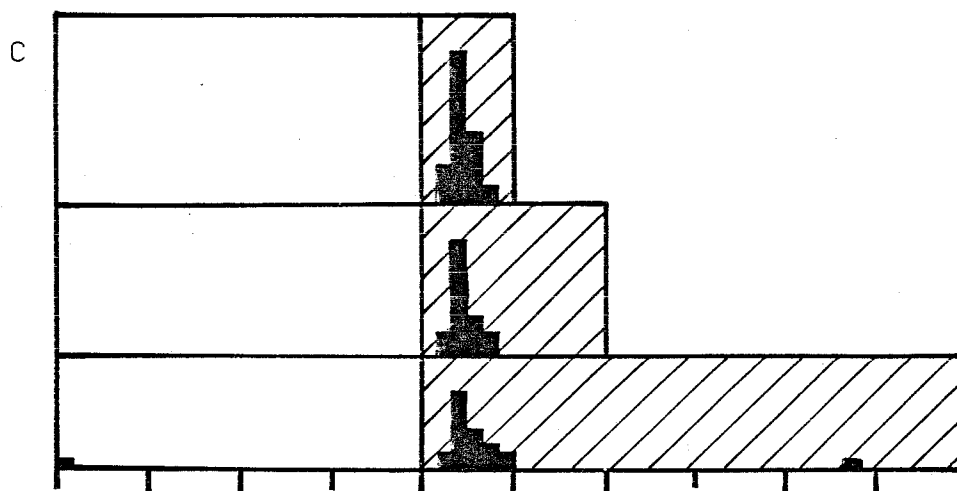
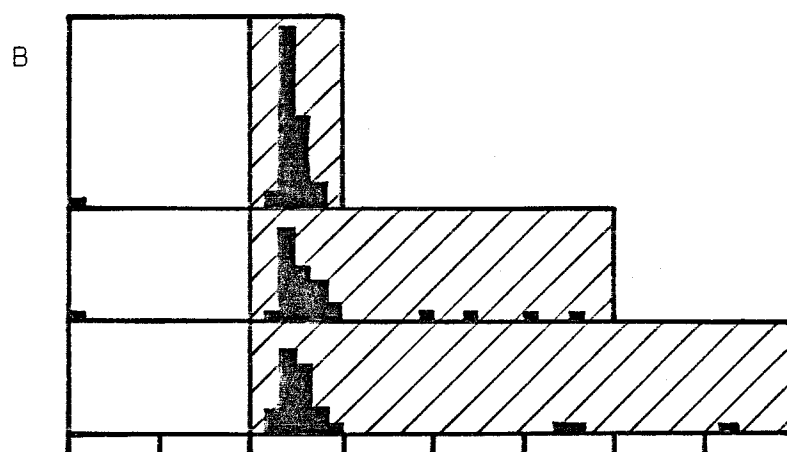
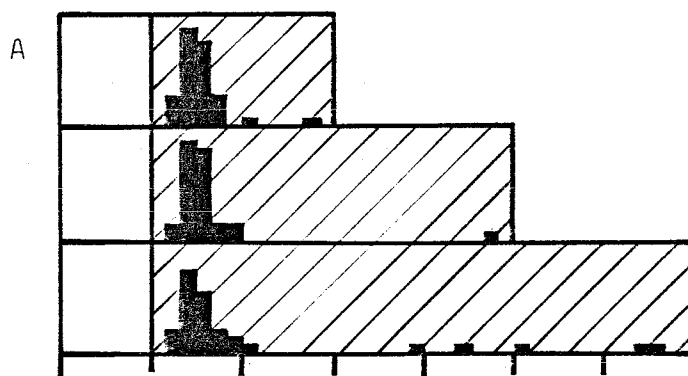
A: 25°C - 12時間: 15°C - 24, 48, 72時間.

B: 25°C - 24時間: 15°C - 12, 48, 72時間.

C: 25°C - 48時間: 15°C - 12, 24, 72時間.

D: 25°C - 72時間: 15°C - 12, 24, 48時間.

他は図37を参照.



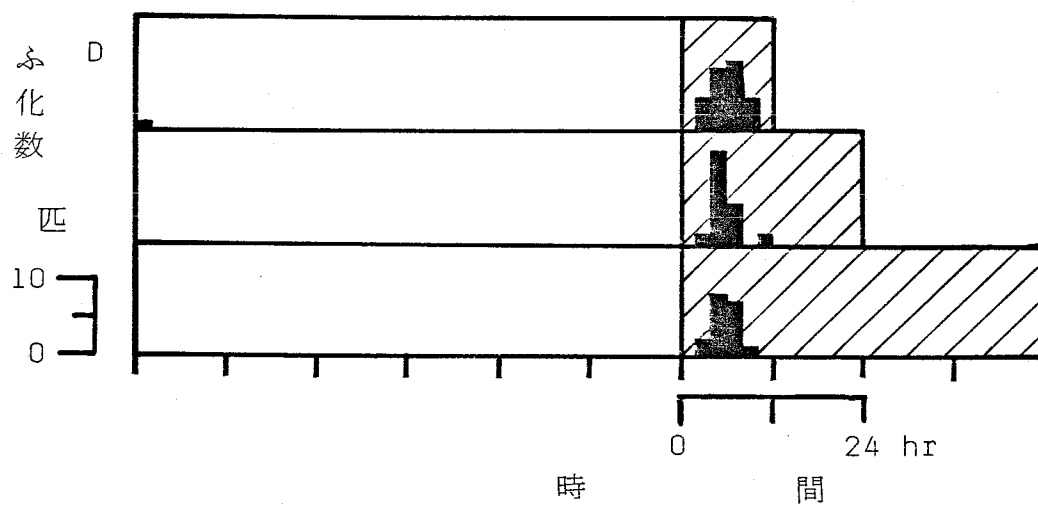
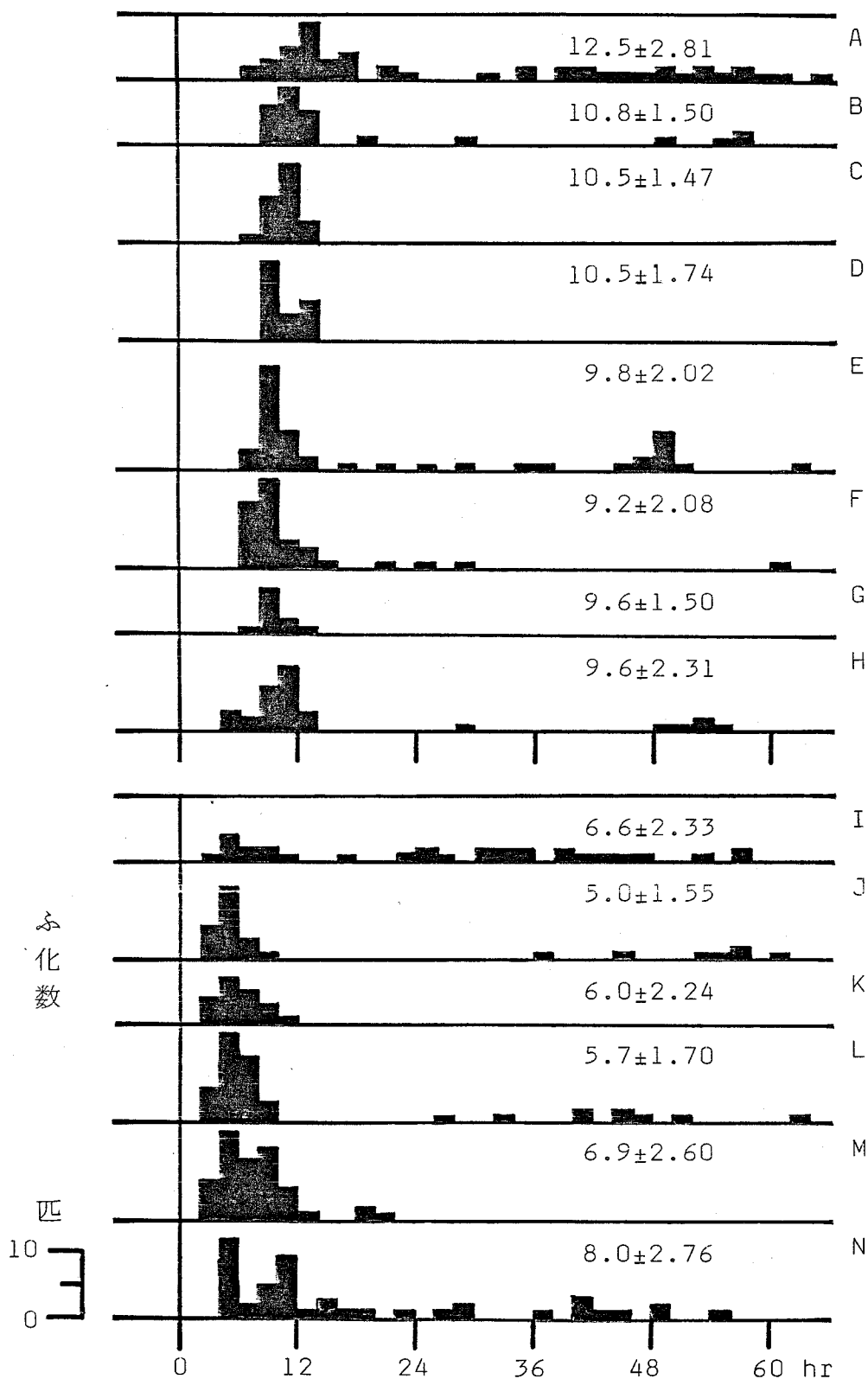


図52 孵化時刻にたいする非24時間温度周期 (25:15°C) の影響 (全照明). 1処理 70卵. 記号の説明は図37.51を参照.

間項にふ化のピークがみられた(図53)。このことは、温度低下信号によって始動する測時系の存在と、その温度補償性を示している。温度低下からふ化のピークまでの時間を詳細にみると、高温相が同じ温度レベルなら、温度低下後の温度レベルが低いほど、また温度低下後の温度が同じ温度レベルなら、高温相の温度レベルが低いほど、温度低下からふ化までの時間は、DDではわずかに短くなり、LLでは反対にやや長くなる傾向がみられた。しかし、その差はわずかであり、またいずれの場合もふ化リズムの持続性は認められなかった。

温度差が $2^{\circ}\text{C}$ の温度低下ステップでは、ふ化率は非常に低いが、DDでは温度低下後10時間頃、LLでは6時間頃にふ化がみられた(図54)。このことは、 $2^{\circ}\text{C}$ の温度差でも温度低下信号となることを示している。また温度差 $5^{\circ}\text{C}$ の場合より、温度低下からふ化までの時間がやや短くなる傾向があることは、図



温度低下後の時間

図53 孵化時刻にたいする温度低下単一信号の影響。1処理200~500卵。  
A~H:全暗黒。I~N:全照明。A~I:25→20℃。B~J:25→15℃。  
C~K:25→10℃。D:25→7℃。E~L:20→15℃。F~M:20→10℃。  
G:20→7℃。H~N:15→10℃。数字は第1のピークの平均時間と  
標準偏差。平均孵化時間は観察時の中間値を示した。

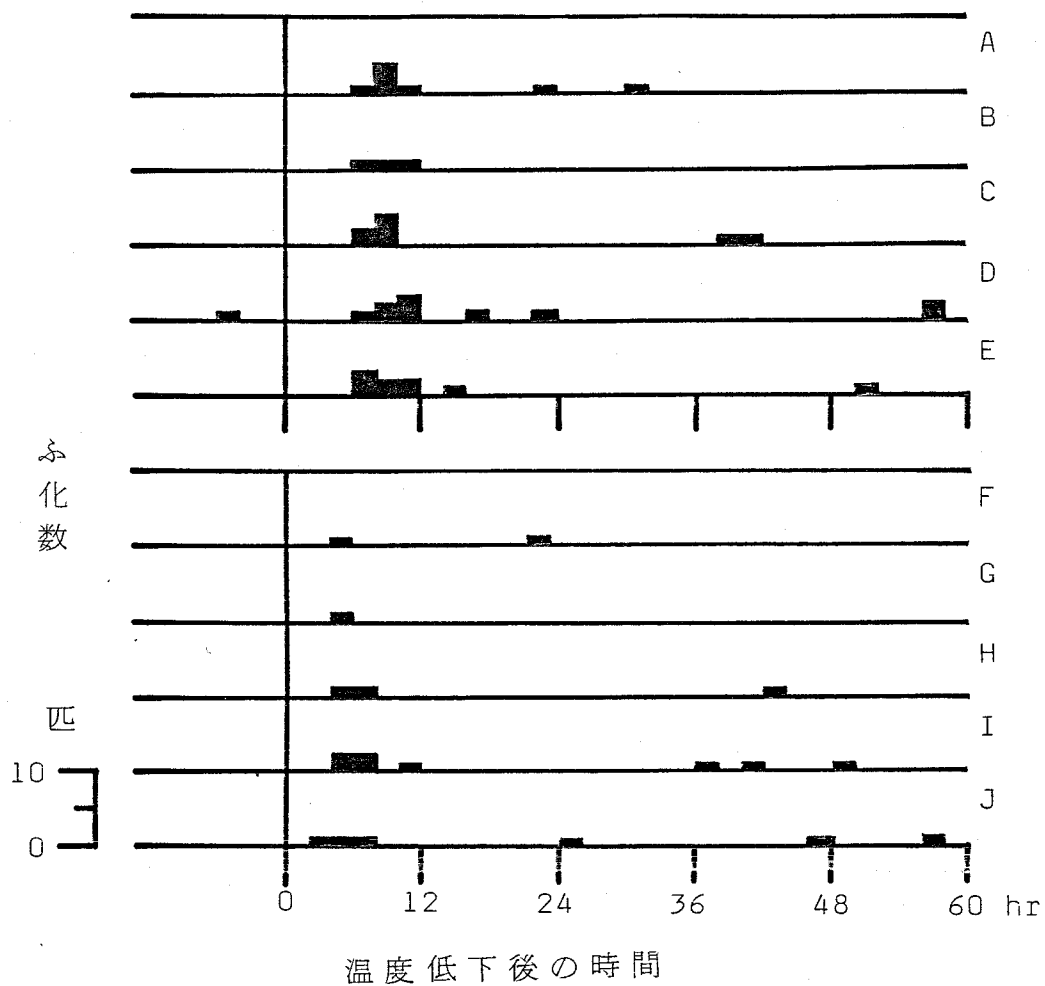


図54 ふ化時刻にたいする温度低下単一信号の影響。  
 1 処理 100 卵. A~E: 全暗黒. F~J: 全照明.  
 A・F: 25→23°C. B・G: 23→21°C  
 C・H: 21→19°C. D・I: 19→17°C  
 E・J: 17→15°C.

35、 36 の結果と同様である。

#### 5. 2. 4. 2 2回の温度低下信号の影響

温度低下信号始動の測時反応の存在が確認されたので、5または10℃の温度差の2回の温度低下信号を与え、第1の温度低下（この節ではT<sub>1</sub>-fallとする）によって始動した測時反応にたいする第2の温度低下（T<sub>2</sub>-fall）の影響を調べた。T<sub>1</sub>-fallとT<sub>2</sub>-fallの間隔は2～24時間とし、光条件はDDとした。

まず2回の温度低下の温度差がそれぞれ5℃である25→20→15℃の処理において、T<sub>1</sub>-fallとT<sub>2</sub>-fallの間隔が2時間の場合、T<sub>1</sub>-fallから12時間（T<sub>2</sub>-fallから10時間）頃に氷化のピークがみられた（図55-A）。4時間では、T<sub>1</sub>-fallから約13時間、T<sub>2</sub>-fallから約9時間頃、6時間ではそれが約14時間と約8時間となり、8時間の場合には約15時間と約7時間となった（図55-B, C, D）。すなわち、2つの

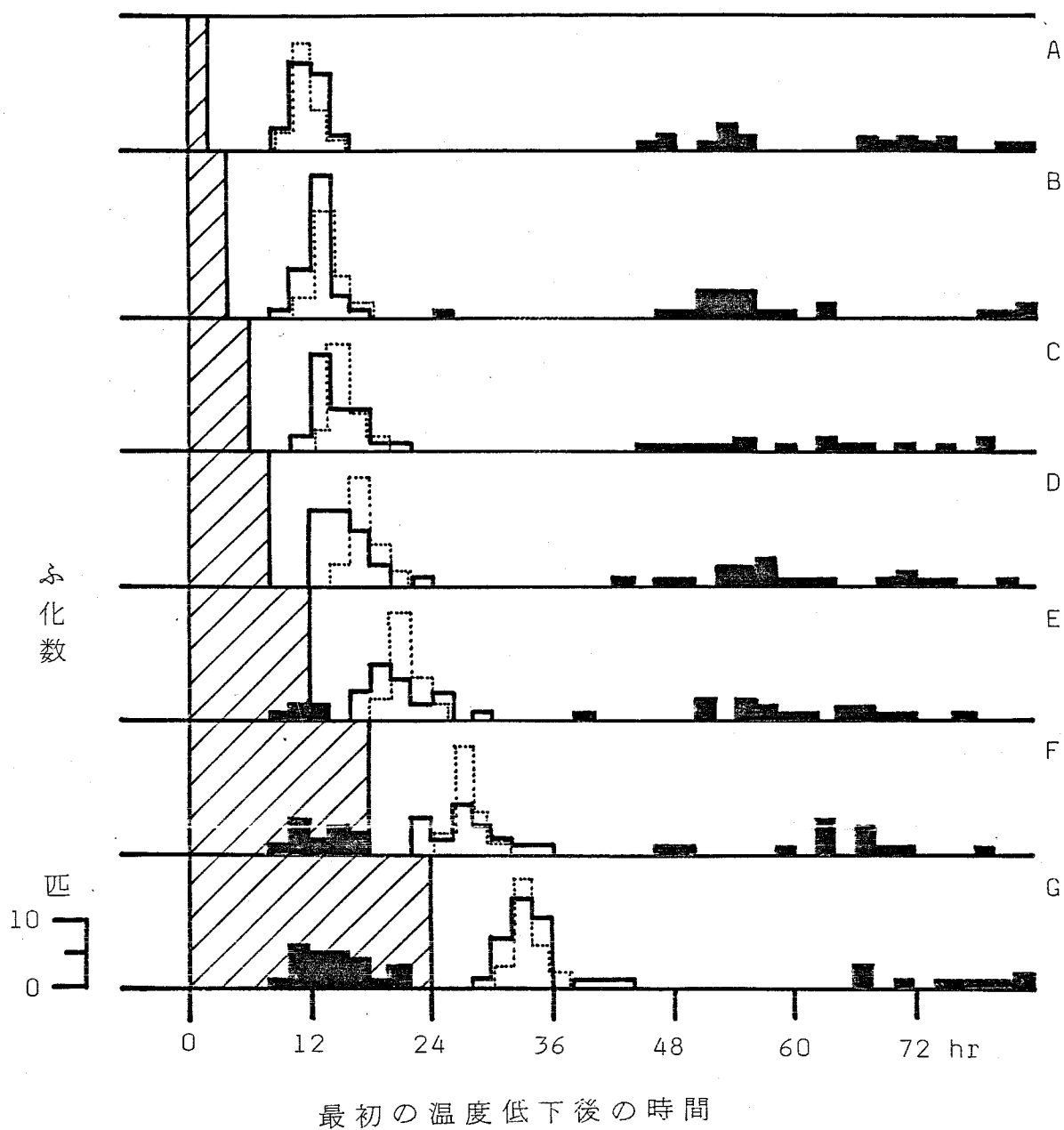



図55 ふ化時刻にたいする2回の温度低下信号(25→20→15℃)の影響(全暗黒). 1処理 300卵. : 2番目の温度レベル.  
A: 2番目の温度レベル 2時間. B: 4時間. C: 6時間.  
D: 8時間. E: 12時間. F: 18時間. G: 24時間.  
実線: 2回の温度低下でのふ化パターン. 点線: 第2の温度低下の温度レベルのみでふ化した場合のピーク.



温度低下信号の間隔が2～8時間の場合に、その時間が長くなるほど  $T_1$ -fall からふ化のピークまでの時間は長くなるが、 $T_2$ -fall からの時間は短くなる。2つの信号の間隔が12時間以上では、 $T_1$ -fall から12～14時間前後に第一のふ化のピークがみられ、その後の  $T_2$ -fall 後のピークは、 $T_2$ -fall から9時間頃になった(図55-E～G)。

$T_2$ -fall 後のふ化ピークの時間がどの信号によって決められているのかを吟味するため、図53-E に示した  $20 \rightarrow 15^\circ\text{C}$  の温度低下ステップによるピークを点線で図55に示し(以後  $\beta$  とする)、 $T_2$ -fall 後のふ化のピーク(以後  $\alpha$  とする)と比較した。 $T_1$ -fall と  $T_2$ -fall の間隔が2または4時間では、 $\alpha$  と  $\beta$  は重なった。ところが、6または8時間になると、 $\alpha$  が  $\beta$  よりもやや早まる傾向がみられたが、その差は小さい。12時間以上では、 $\alpha$  と  $\beta$  は再びほぼ同じ時間帯にみられるようになった。

$25 \rightarrow 20 \rightarrow 10^\circ\text{C}$  の処理においては、 $T_1$ -fall と

$T_2$ -fall の間隔が 8 時間以下では、それが長くなるほど  $T_1$ -fall からふ化までの時間はやや長くなるが、 $T_2$ -fall からふ化までの時間は短くなった (図 56-A~D)。 $T_1$ -fall と  $T_2$ -fall の間隔が 12 時間以上の場合、 $T_1$ -fall の約 12 時間後にふ化のピークがみられ、 $T_2$ -fall 後約 9 時間にもふ化のピークがみられた (図 56-E~G)。 $T_2$ -fall 後のピーク ( $\alpha$ ) と図 53-F の  $20 \rightarrow 10^\circ\text{C}$  でのピーク ( $\beta$ ) とを比較すると、 $T_1$ -fall から  $T_2$ -fall の間隔が 2 時間では  $\alpha$  は  $\beta$  よりやや遅く、4 時間ではほぼ重なり、6 および 8 時間では  $\alpha$  は  $\beta$  よりやや早まる傾向がみられた。しかし、その差は非常に小さい。12 時間以上の場合には、 $\alpha$  と  $\beta$  はほぼ同じ時間帯にみられた。

$25 \rightarrow 15 \rightarrow 10^\circ\text{C}$  の処理においては、 $T_1$ -fall と  $T_2$ -fall の間隔が 8 時間以下では、 $T_1$ -fall からふ化までの時間はほぼ同様であった。したがって、 $T_2$ -fall からふ化までの時間は、その間隔が長いほど短い (図 57-A~D)。信号の

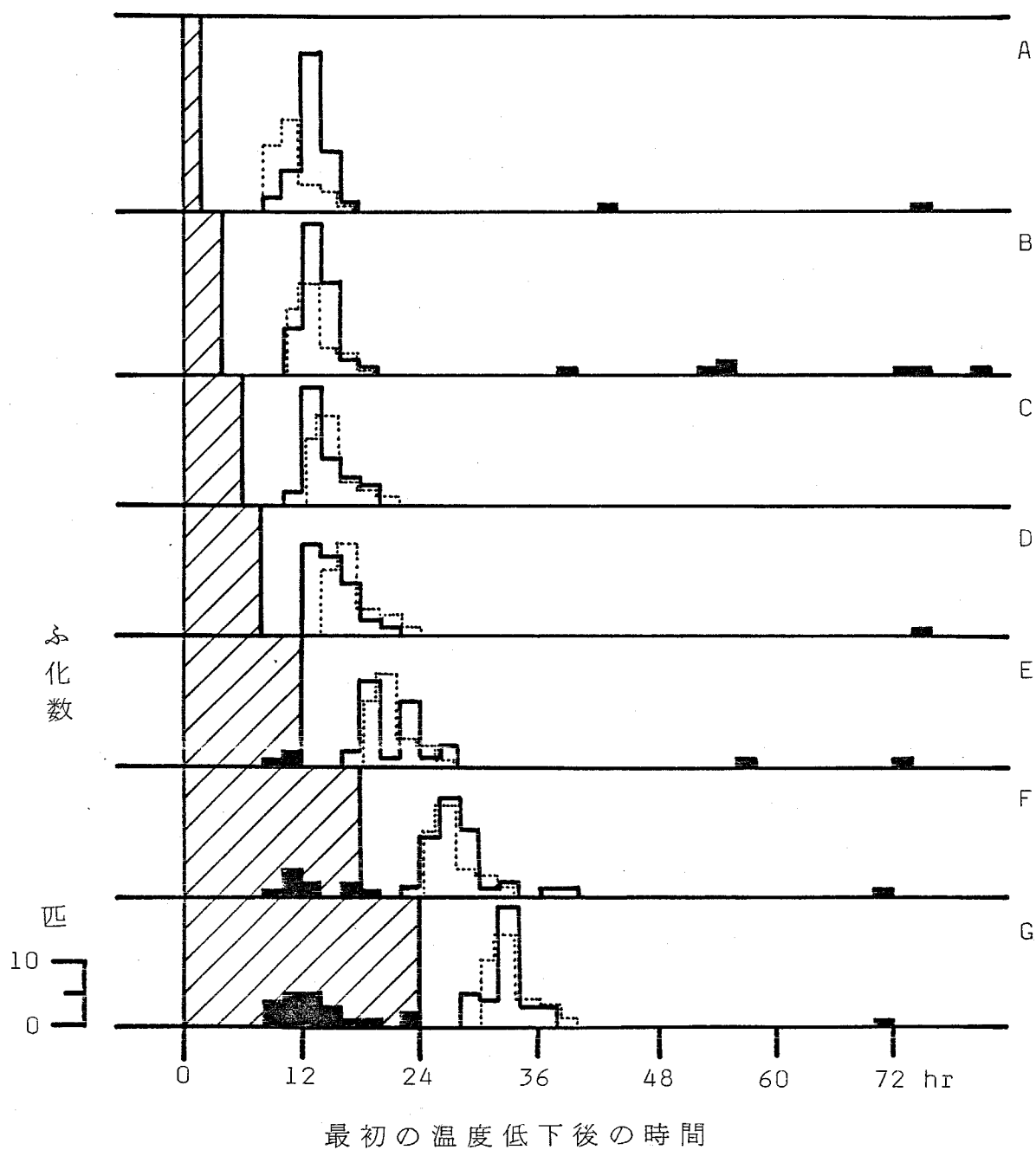


図56 ふ化時刻にたいする2回の温度低下信号(25→20→10℃)の影響(全暗黒). 1処理 300卵.  
記号の説明は図55を参照.

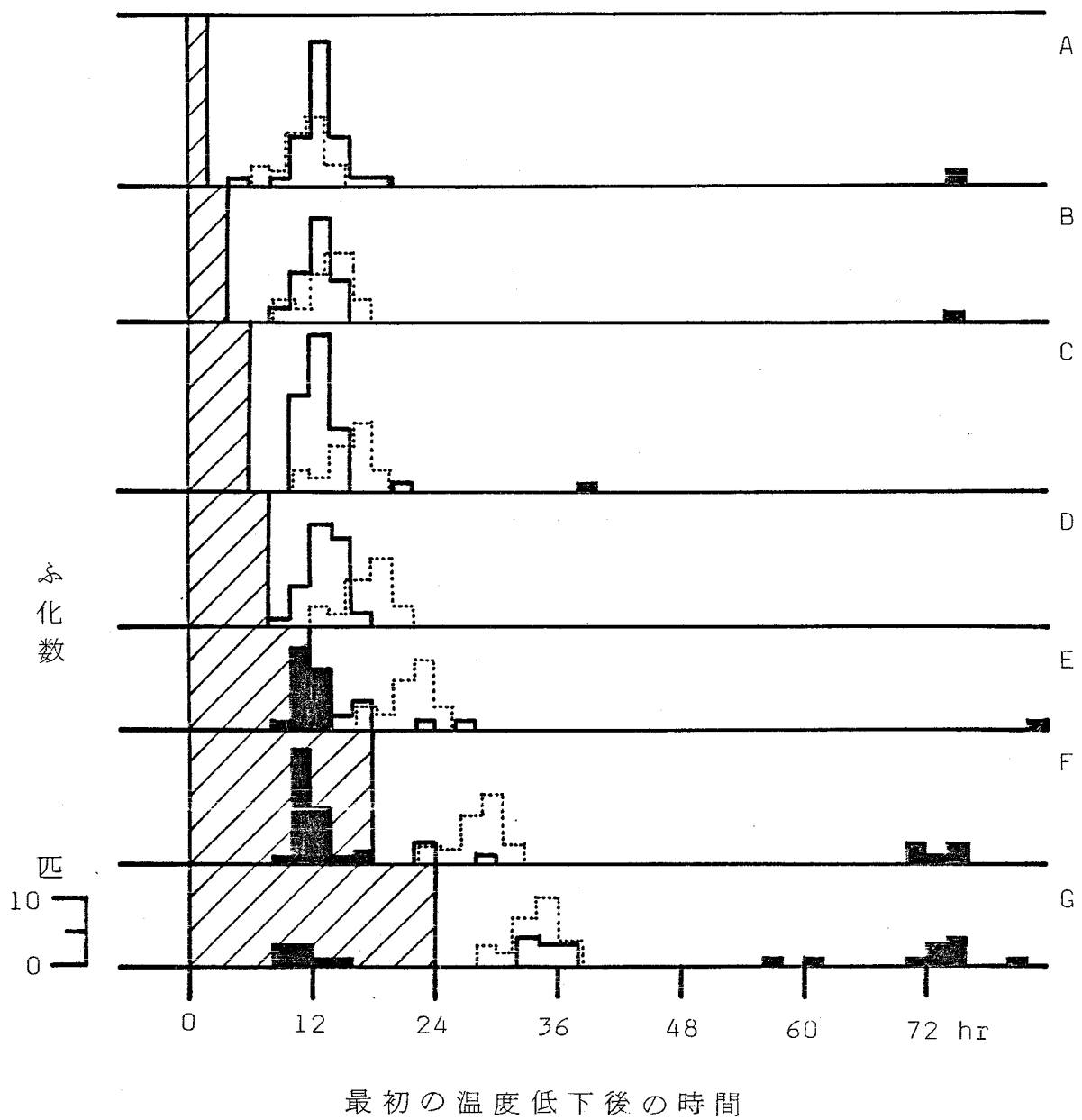


図57 ふ化時刻にたいする2回の温度低下信号(25→15→10°C)の影響(全暗黒). 1処理 300卵.  
記号の説明は図55を参照.

間隔が12時間の処理では、 $T_1$ -fall 後約12時間  
にふ化のピークがみられた (図58-E)。18  
および24時間では、 $T_1$ -fall 後12時間頃にピー  
クがみられ、24時間の場合には、 $T_2$ -fall 後10  
~12時間に2つ目のふ化のピークがみられた  
(図58-F, G)。 $T_2$ -fall 後のピーク ( $\alpha$ )  
と  $15 \rightarrow 10^\circ\text{C}$  (図53-H) でのピーク ( $\beta$ ) を  
比較すると、 $T_1$ -fall と  $T_2$ -fall の間隔が2時間  
ではほぼ同じ頃にみられたが、4~8時間で  
は  $\alpha$  が  $\beta$  より早まり、それ以上長くなると  
 $T_2$ -fall 後のふ化は  $\beta$  の時間帯に重なるが、は  
っきりしたピークにはならない。

$20 \rightarrow 15 \rightarrow 10^\circ\text{C}$  において、2つの温度低下信  
号の間隔が8時間以下では、それが長いほど  
 $T_1$ -fall からふ化までの時間はやや長くなるが、  
 $T_2$ -fall からふ化までの時間は短くなる (図58  
-A~D)。12時間以上の間隔では、 $T_1$ -fall  
後10時間頃にふ化のピークがみられ、 $T_2$ -fall  
後のふ化のピークは、 $T_2$ -fall の時刻にほぼ平  
行して変化した (図58-E~G)。 $T_2$ -fall 後

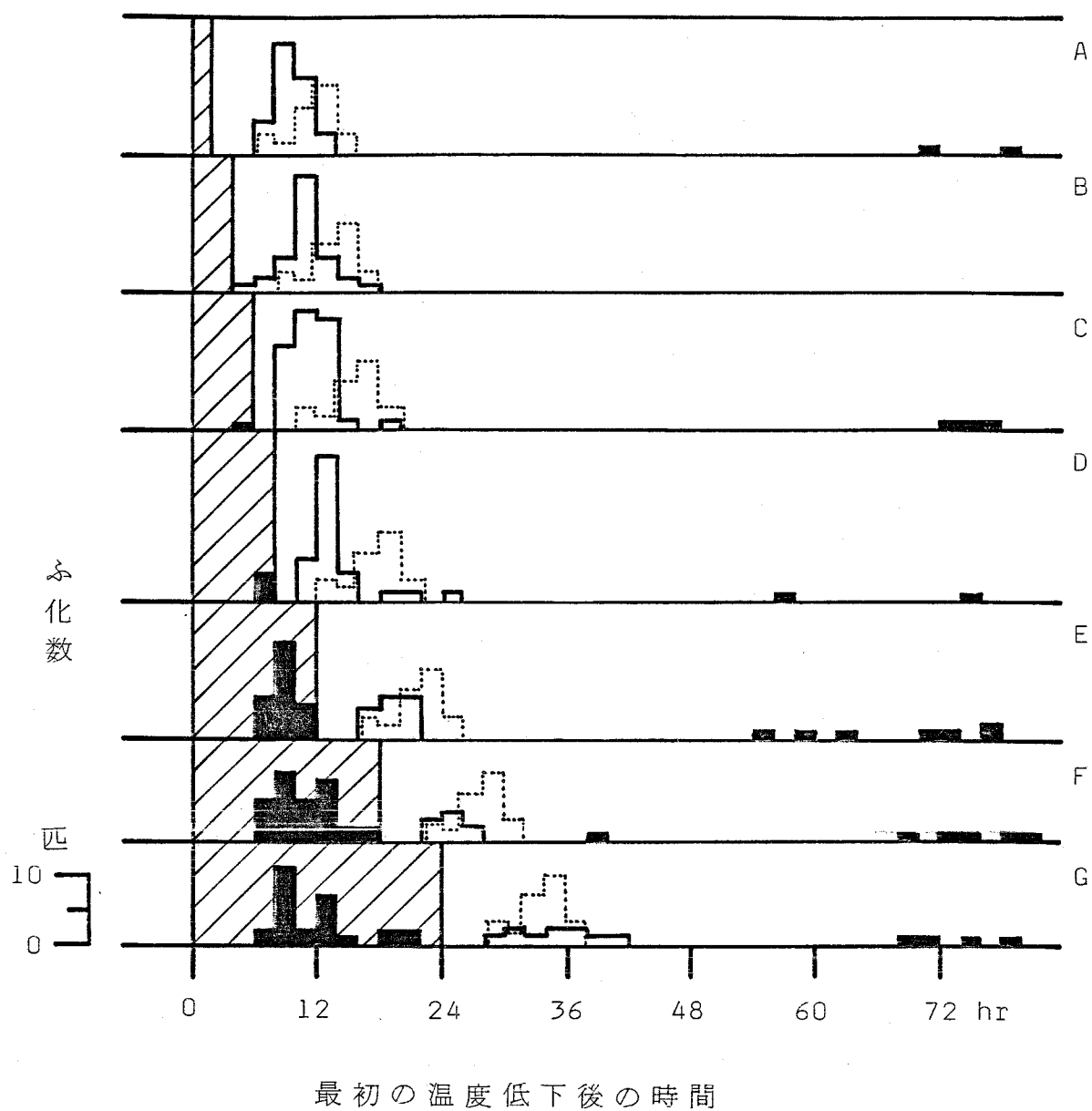


図58 ふ化時刻にたいする2回の温度低下信号(20→15→10℃)の影響(全暗黒). 1処理300卵.  
記号の説明は図55を参照.

のピーク ( $\alpha$ ) と  $15 \rightarrow 10^\circ\text{C}$  (図53-H) のピーク ( $\beta$ ) を比較すると、2つの温度低下の間隔が24時間ではほぼ同じ時間帯にみられたが、それ以外は  $\alpha$  のほうが  $\beta$  より早くなった。

2回の温度低下信号が与えられた場合、

$T_1$ -fall と  $T_2$ -fall の間隔によってふ化のパターンが変化した。すなわち、 $T_1$ -fall 後2または4時間目に  $T_2$ -fall が与えられた場合、 $T_1$ -fall 後の温度レベルからの単一の温度低下ステップの場合とほぼ同じ時間帯にふ化がみられ、 $T_1$ -fall で始動した測時反応は  $T_2$ -fall によって再設定されるようである。 $T_1$ -fall 後6または8時間目に  $T_2$ -fall が与えられると、 $T_2$ -fall に対応する単一の温度低下ステップを与えた場合よりもやや早くふ化した。 $T_2$ -fall からふ化までの時間は、 $T_1$ -fall 後8時間目に  $T_2$ -fall がくるほうが、6時間目の場合よりも短くなった。このことは、測時反応が  $T_1$ -fall と  $T_2$ -fall の交互作用の影響を受けることを示唆している。 $T_1$ -fall 後12時間目に  $T_2$ -fall を与えると、

T<sub>i</sub>-fall 後 10 時間前後のふ化にギャップが生じる場合があった。

#### 5.2.4.3    いろいろな長さの低温パルスの影響

25℃に 1 ～ 36 時間の低温 (15℃) パルスを挿入してふ化を観察した。DD において、1 または 2 時間の低温パルスには反応しなかった (図 59)。ただし、2 時間パルスの場合には、温度上昇後 2 ～ 4 時間に少数のふ化がみられる場合もあった (図 63-A)。6 時間の低温パルスでは温度上昇後 2 時間以内にふ化のピークがみられ、それ以上パルスが長くなると温度低下後 10 ～ 12 時間にふ化した後、その後の温度上昇ではふ化はみられなかった。このことから、温度低下信号で始動した即時反応の経時的な状態変化がわかる。すなわち、温度低下後 2 時間以内には温度上昇に反応しないが、6 時間以上経過するとそれに反応し



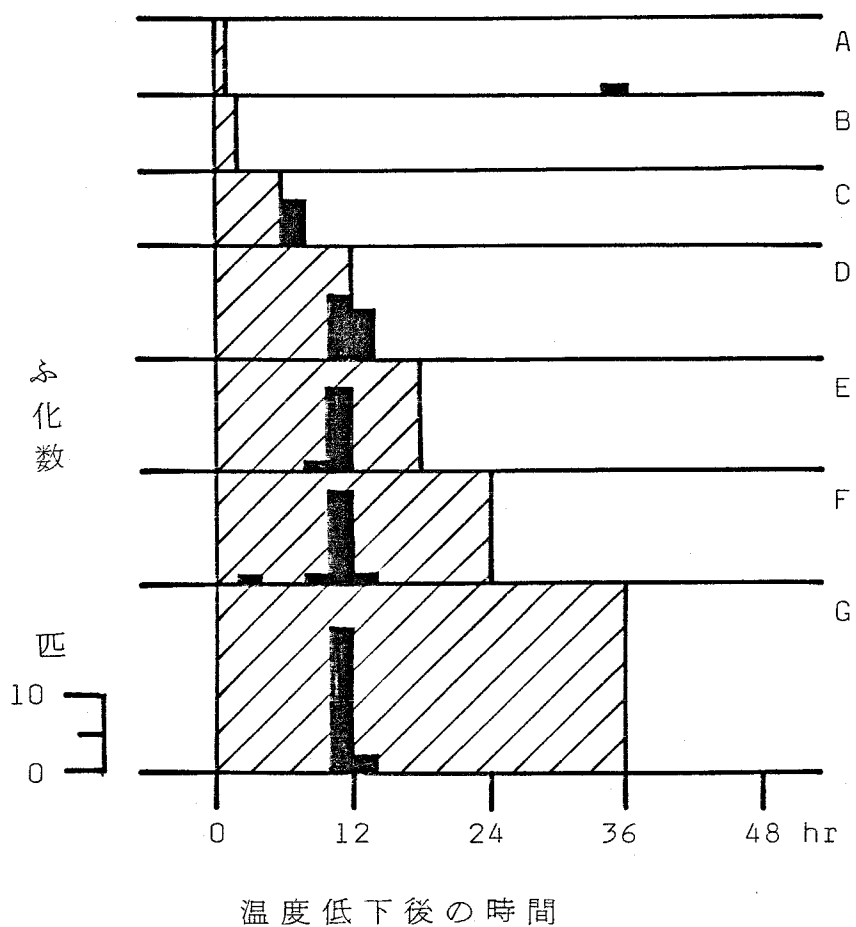


図59 ふ化時刻にたいするいろいろな長さの低温バース(15℃)の影響(全暗黒)。1処理100卵。  
 A: 1時間の低温バース。B: 2時間。  
 C: 6時間。D: 12時間。E: 18時間。  
 F: 24時間。G: 36時間。  
 他は図37を参照。

てふ化する。この経過は、L-off始動の測時反応におけるL-onの影響の経時的変化とよく似ている。しかし、温度低下後10～12時間にふ化のピークがみられ、その後の温度上昇でふ化がみられない点が、L-off始動の測時反応の場合と異なっている。

LL条件では、低温パルスが6時間より長い場合、温度低下後6時間前後にふ化のピークがみられるが、1および2時間ではふ化はみられなかった(図60)。

#### 5.2.4.4 温度低下後の高温パルスの影響

温度低下信号によって始動する測時反応の性質をより明らかにするため、温度低下(25→15℃)後のいろいろな時間には、 $\frac{1}{2}$ 、2および12時間の高温(25℃)パルスを1回与えて、ふ化のパターンを調べた。光条件はDDとした。

まず $\frac{1}{2}$ 時間の高温パルスをT-fall後2時間

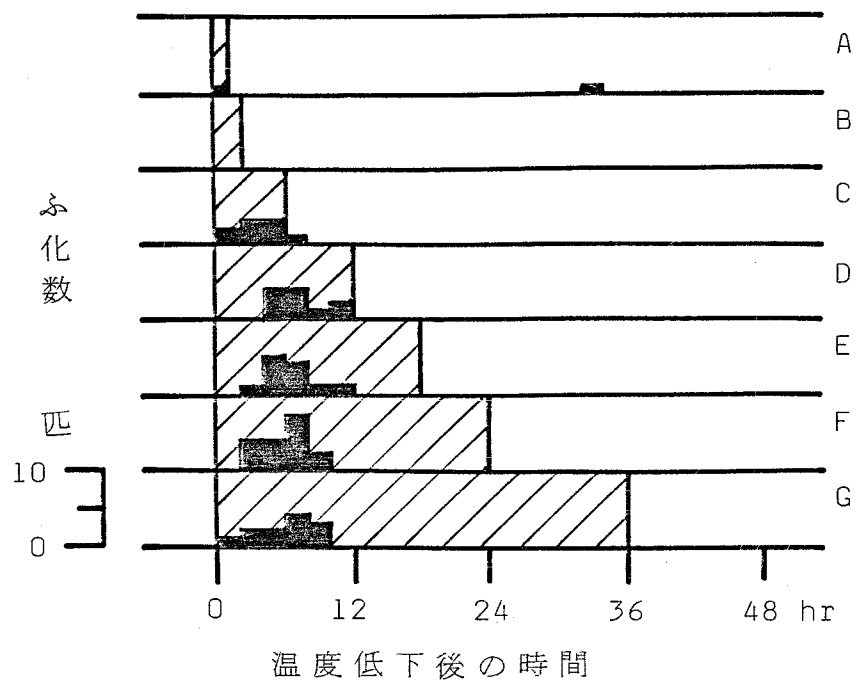


図60 ふ化時刻にたいするいろいろな長さの低温パルス (15°C) の影響 (全照明). 1処理 100卵. 記号の説明は図37, 59を参照.

目に挿入した場合、 $T_1$ -fall 後 12 ~ 14 時間 ( $T_2$ -fall 後 10 ~ 12 時間) に  $\alpha$  化のピークがみられた (図 61-A)。4 時間目に挿入した場合にも同じ頃に  $\alpha$  化のピークが現われた (図 61-B)。パルスが 8 時間目になると、パルス中に多数  $\alpha$  化し、 $15^\circ\text{C}$  にもどした後にもそれに引き続いて  $\alpha$  化した (図 61-C)。その後  $T_1$ -fall 後 18 時間 ( $T_2$ -fall 後 10 時間) 頃にも少数の  $\alpha$  化がみられた。2 および 24 時間目に高温パルスを挿入すると、 $T_1$ -fall 後 10 ~ 12 時間目に  $\alpha$  化のピークがみられたが、高温パルス後のピークは明確ではなかった (図 61-D, E)。

2 時間の高温パルスでは、 $T_1$ -fall 後 2 時間目に挿入すると、 $T_1$ -fall 後 14 ~ 16 時間 ( $T_2$ -fall 後 10 ~ 12 時間) 頃に  $\alpha$  化のピークがみられた (図 62-A)。4 時間目に挿入すると、高温パルス中およびその後  $\alpha$  化がみられた (図 62-B)。また  $T_2$ -fall 後 10 ~ 12 時間前後にも  $\alpha$  化のピークがみられた。8 時間目の挿入で

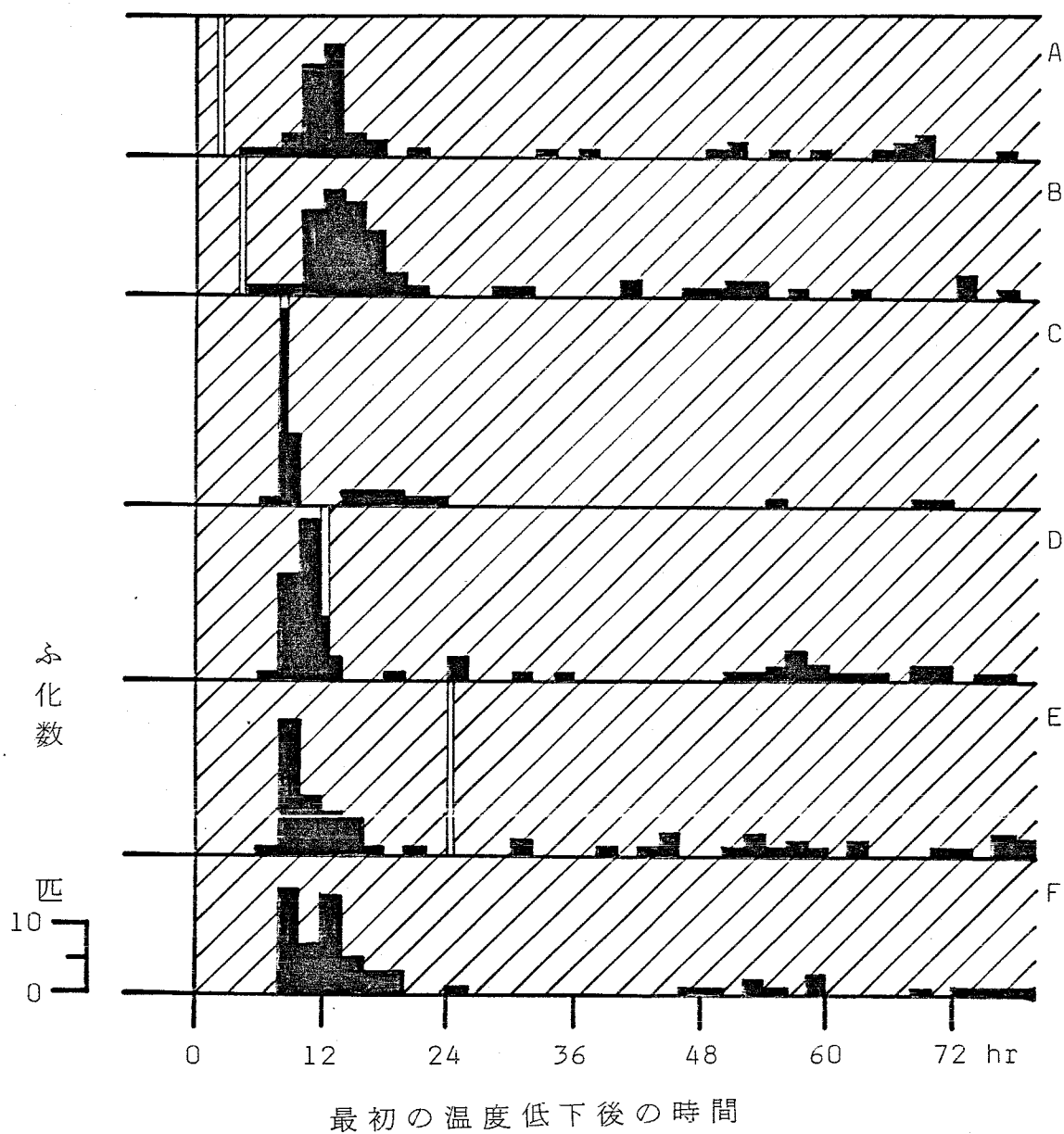


図61 ふ化時刻にたいする温度低下ステップ後の高温ハルス(25°C, 1/2時間)の影響<sup>B</sup>(全暗黒). 1処理 300卵.  
 A: 温度低下後2時間目に高温ハルス. B: 4時間目.  
 C: 8時間目. D: 12時間目. E: 24時間目.  
 F: 温度低下ステップ. 他は図37を参照.

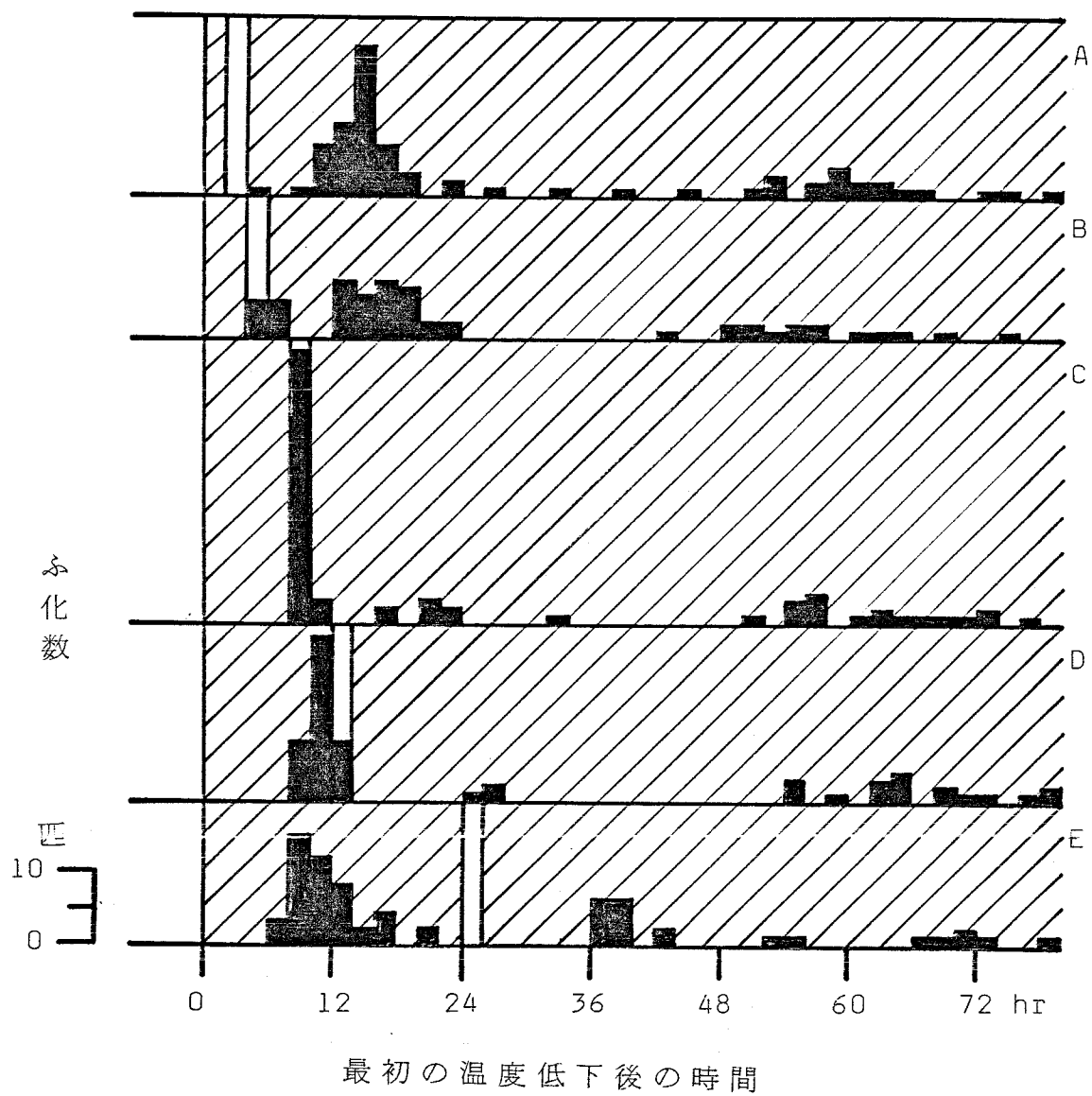


図62 孵化時刻にたいする温度低下スラップ後の高温ハリス (25°C, 2時間) の影響 (全暗黒). 1処理 300卵.  
記号の説明は図37. 61を参照.

は、パルス中に多数ふ化した後、 $T_2$ -fall から 10 時間目頃にも少数ふ化した (図 62 - C)。

12 および 24 時間目の挿入では、 $T_1$ -fall 後 10 ~ 12 時間にふ化のピークがみられ、 $T_2$ -fall の 12 時間後頃にもややまとまってふ化した (図 62 - D, E)。

12 時間の高温パルスでは、 $T_1$ -fall 後の 2 時間目に挿入した場合、温度上昇後 2 ~ 6 時間に少数ながらふ化し、その後  $T_2$ -fall 後 10 ~ 12 時間にはピークがみられた (図 63 - A)。4 時間目に挿入した場合、温度上昇後 4 時間以内にふ化が集中し、その後  $T_2$ -fall 後 10 ~ 12 時間には主要なふ化のピークがみられた (図 63 - B)。8 時間目では、温度上昇後 2 時間以内に非常に多数がふ化し、 $T_2$ -fall 後 10 ~ 12 時間にも小さいピークがみられた (図 63 - C)。12 および 24 時間目の挿入では、 $T_1$ -fall 後 10 ~ 12 時間および  $T_2$ -fall 後 10 時間頃にはふ化のピークがみられた (図 63 - D, E)。

これから、次のように考えられる。温度低

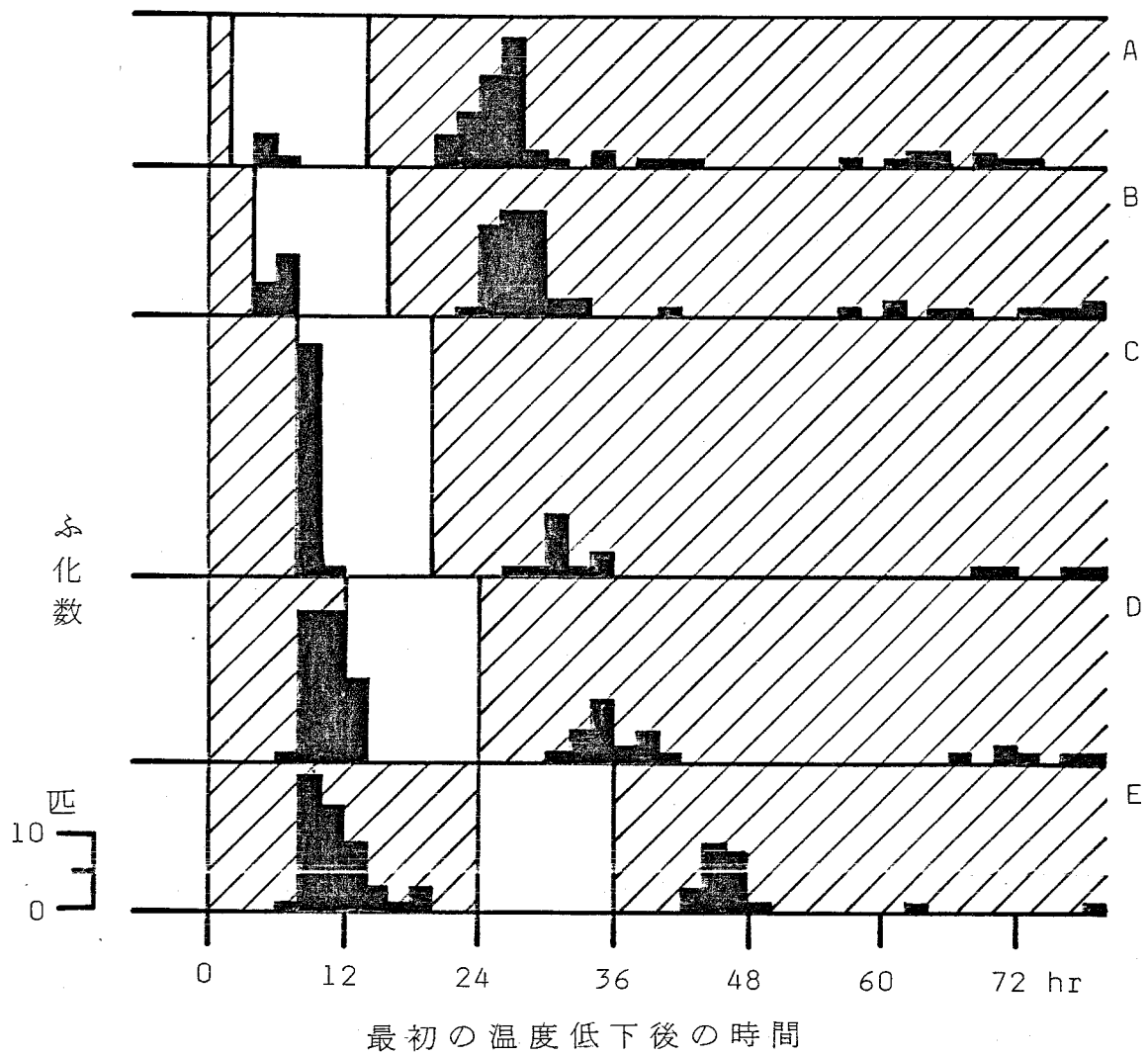


図63 孵化時刻にたいする温度低下ステップ後的高温ハルズ (25°C, 12時間) の影響 (全暗黒). 1処理 300卵.  
記号の説明は図37, 61を参照.

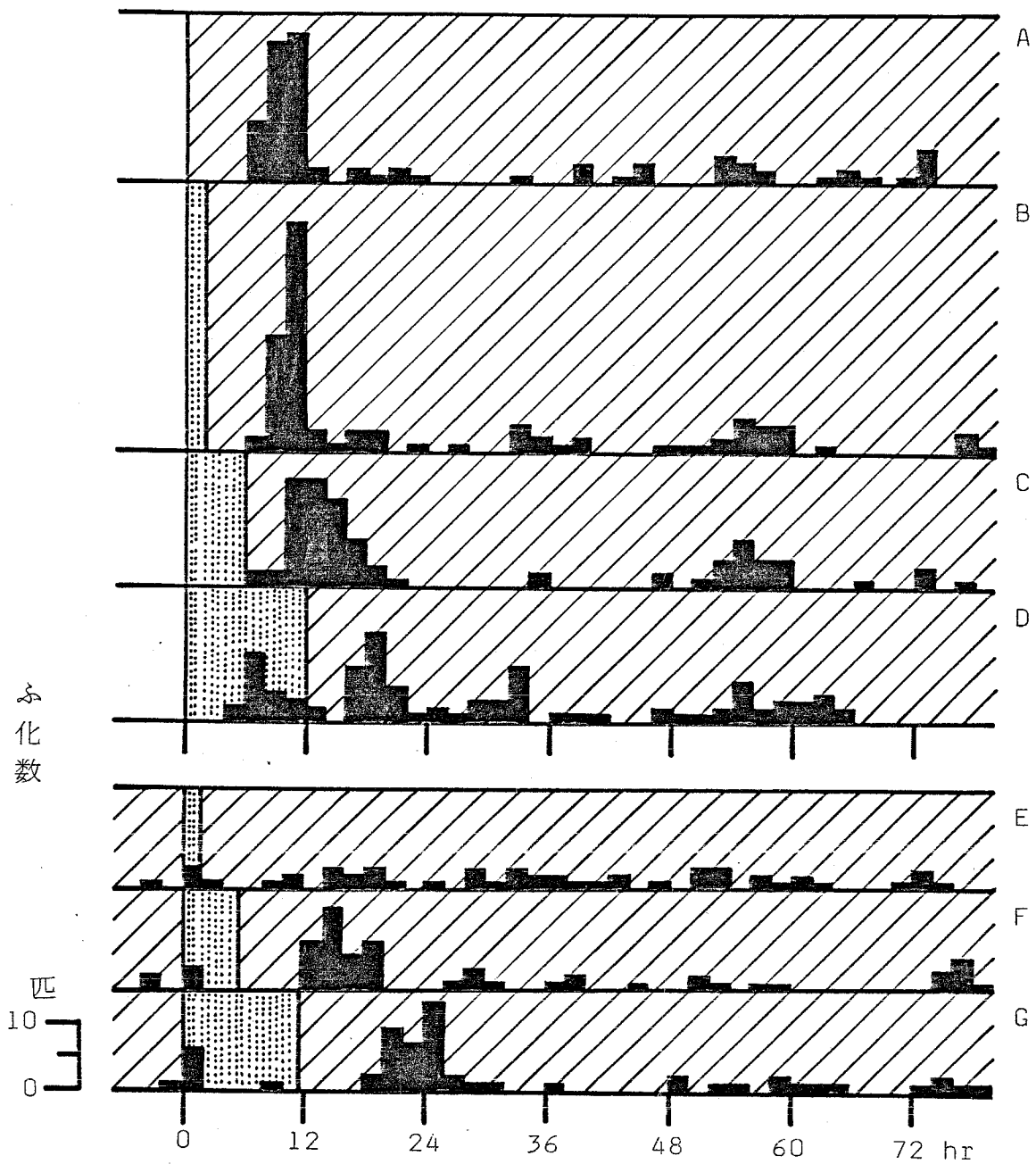


下信号によって始動する測時反応は、4時間以内に短い高温パルスに合うと、 $T_2$ -fallによって再設定されるが、高温パルスが長い場合にはその温度上昇信号に反応して、一部の卵はふ化する。始動後8時間以後の高温パルスの $T_2$ -fallによる再設定は、高温パルスが長い場合には明確であったが、短い場合にははっきりしない。 $T_2$ -fallによる再設定のためには、高温がある時間持続することが必要である。

#### 5.2.4.5 温度の短周期の影響

光条件をDDとし、高温(25℃)と低温(15℃)がそれぞれ30分の短周期を、2、6および12時間くりかえしてから15℃におくと、短周期前の温度条件(25℃または15℃)によってふ化のパターンが異なった。

まず25℃から15℃へ移行したコントロールでは、温度低下後約10時間にふ化のピークがみられた(図64-A)。短周期を挿入した場



温度低下または 温度周期挿入後の時間

図4 孵化時刻にたいする短い温度周期(25:15℃, 各1/2時間)の挿入の影響(全暗黒). 1処理 320卵.  
 A: 温度低下ステップ. B~D: 25℃後に温度周期を挿入し15℃に移す. E~G: 15℃中に温度周期を挿入する.  
 B・E: 2時間. C・F: 6時間. D・G: 12時間.  
 [点線]: 温度周期挿入期間. 他は図3を参照.

合、そのくりかえしが2時間では最後の温度低下から約9時間、6時間では約8時間のあたりに氷化のピークがみられた(図64-B, C)。短周期を12時間続けると、その開始後8時間目頃および最後の温度低下後7時間目頃の2ヵ所に氷化のピークがみられた(図64-D)。

15℃では、短周期開始後2時間以内に少数が氷化した(図64-E, F, G)。これは温度上昇によって氷化行動が直接解発されたものと考えられる。短周期を6または12時間続けると、最後の温度低下から10~12時間に氷化のピークがみられたが、2時間の場合にははっきりしなかった。

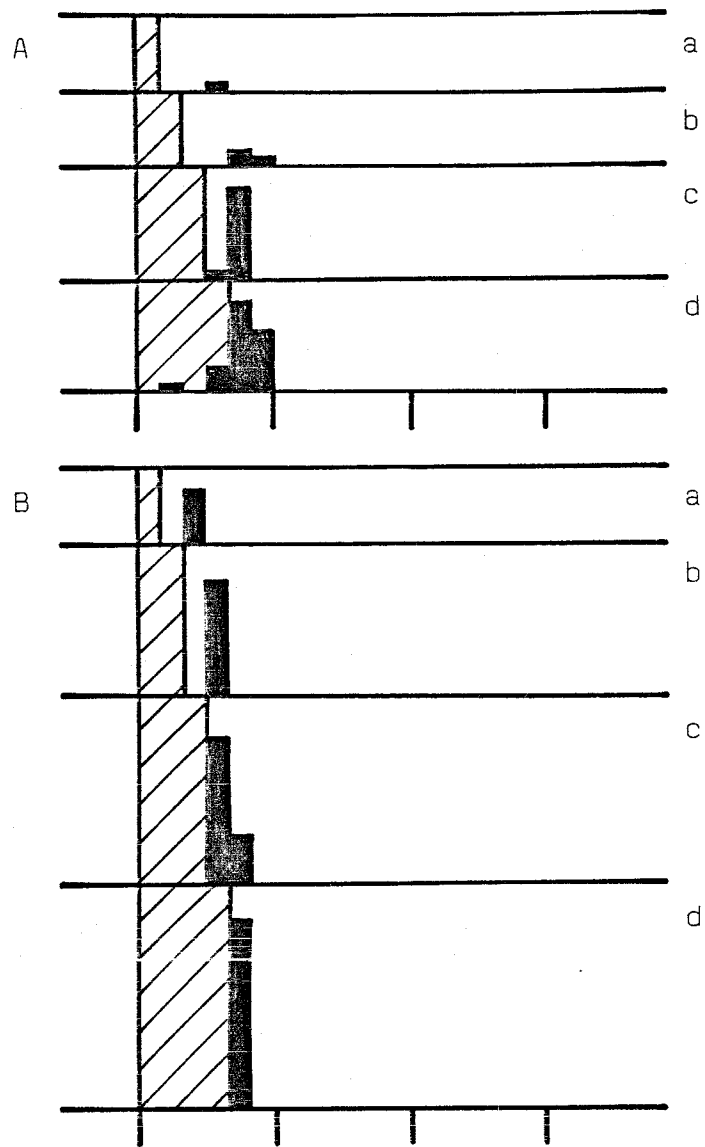
このように、同じ温度の短周期を同じ時間挿入しても、その前の条件が異なると氷化のパターンは異なった。最初15℃においた場合には、短周期処理の終了後15℃恒温での氷化のピークまでの時間が一定であるから、短周期のくりかえし全体が高温パルスと同様の効

果をおよぼしたと考えられる。したがって、最後の温度低下信号によって始動する測時系によりふ化時刻が設定されたのであろう。しかし、はじめに  $25^{\circ}\text{C}$  においた場合には、温度の短周期のくりかえしの長さによってふ化のピークは動いており、測時反応は短周期中にすでに進行していたものと考えられる。

#### 5.2.4.6 いろいろな温度の低温パルスの影響

測時系が低温によって停止するかどうかを短するため、高温 ( $25^{\circ}\text{C}$ ) 中にいろいろな温度 ( $20$ ,  $10$ ,  $0$ ,  $-10^{\circ}\text{C}$ ) の低温パルスを与え、ふ化のパターンを調べた。光条件は DD とした。

低温パルスが  $20^{\circ}\text{C}$  の場合、低温相が長くなるほど温度上昇からふ化のピークまでの時間が短くなる (図65-A)。2 または4時間の  $10^{\circ}\text{C}$  のパルスでは、温度上昇後2~4時間に



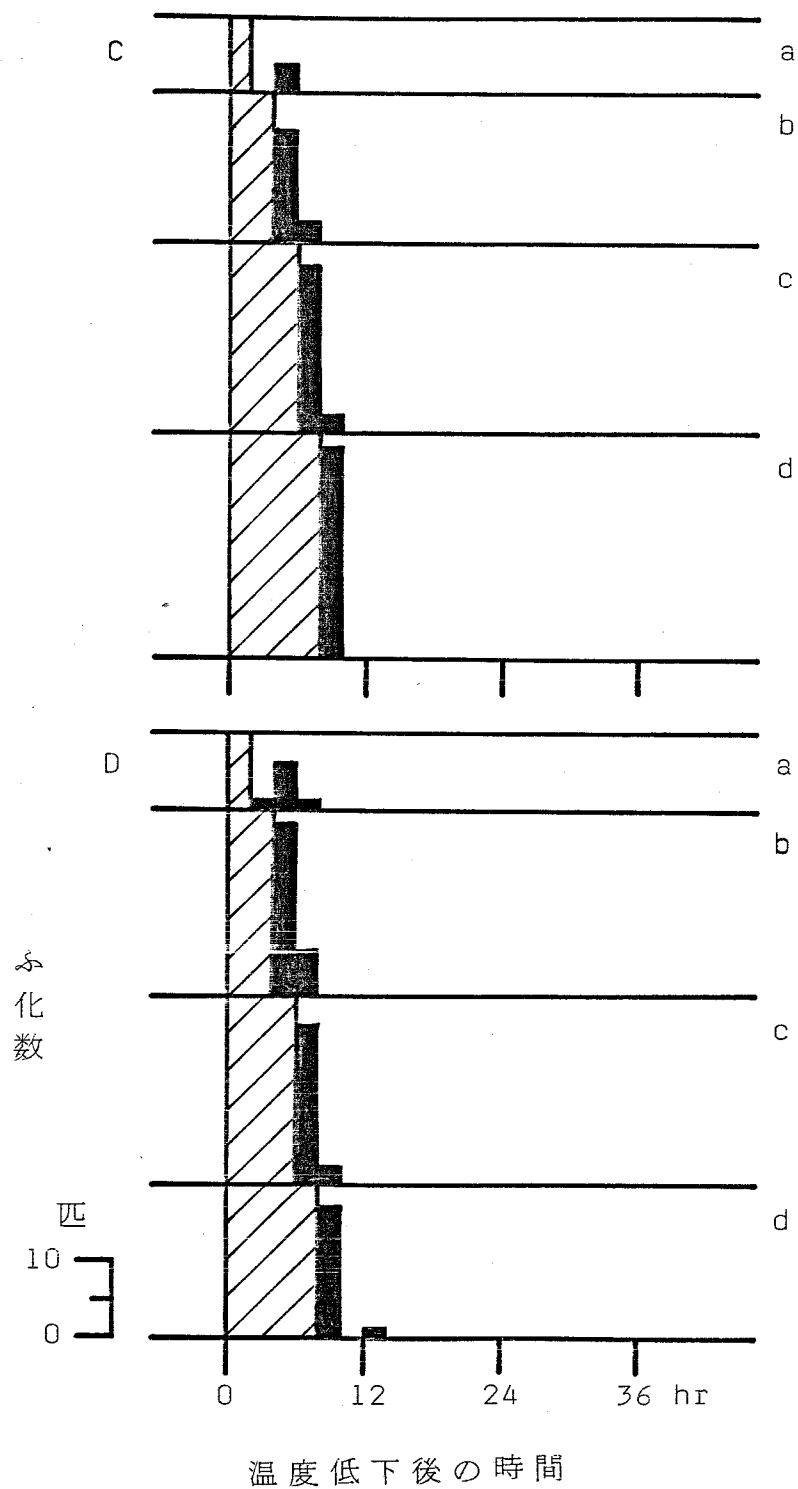


図65 ふ化時刻にたいするいろいろな温度の低温ハルスの影響 (全暗黒). 1処理 100卵.  
 A: 20°C低温ハルス. B: 10°C. C: 0°C.  
 D: -10°C. a: 2時間低温ハルス.  
 b: 4時間. c: 6時間. d: 8時間.  
 □: 25°C. ▨: 低温相.

ふ化のピークがみられ、6または8時間パルスでは、温度上昇後2時間以内にふ化のピークが現われた(図65-B)。0℃および-10℃の2時間のパルスでは、温度上昇後2~4時間にピークがみられ、パルスの長さがそれ以上になると、温度上昇後2時間以内にそろってふ化した(図65-C, D)。

0℃や-10℃では、2時間の処理であっても卵の表面およびろ紙上の水分は凍っていたが、上述のように刻時系の停止または遅延はみられず、正常に作動し続けたと考えられる。しかし、0℃や-10℃中ではふ化できない。ふ化するためには、少なくとも7℃以上は必要である(図53-D, G)。また低温パルスの長さは同じでも、温度が低いほど温度上昇からふ化までの時間が短い。このことから、温度低下信号によって始動する刻時反応の速度が低温によって高められる、すなわち、低温相の温度レベルによって変化すると考えられる。高温相と低温相の温度差によって温度

上昇信号にたいする感受性が異なることも考えられる。

20、10および0℃では、低温パルスが長くなるほど温度上昇後のふ化率が高まる傾向があったが、-10℃では4時間パルスを最高に、それ以上長くなるとやや低下するようであった。そこで、低温を0℃と-10℃とし、6~48時間の低温パルスを与えてみた。0℃パルスでは、24時間までは温度上昇後2時間以内にふ化の集中がみられたが、48時間ではほとんどふ化しなかった(図66-A)。-10℃の低温パルスでは、6、8および12時間後の温度上昇時にふ化がみられたが、長くなるほどふ化率は低下し、24および48時間パルスではふ化しなかった(図66-B)。これらの低温パルスを与えた後、再び12時間の15℃低温パルスを与えると、温度上昇後2時間以内にふ化の集中がみられたから、0℃や-10℃に長く保たれても全ての卵が死滅するのではなく、温度低下によって始動した刻時系によってふ



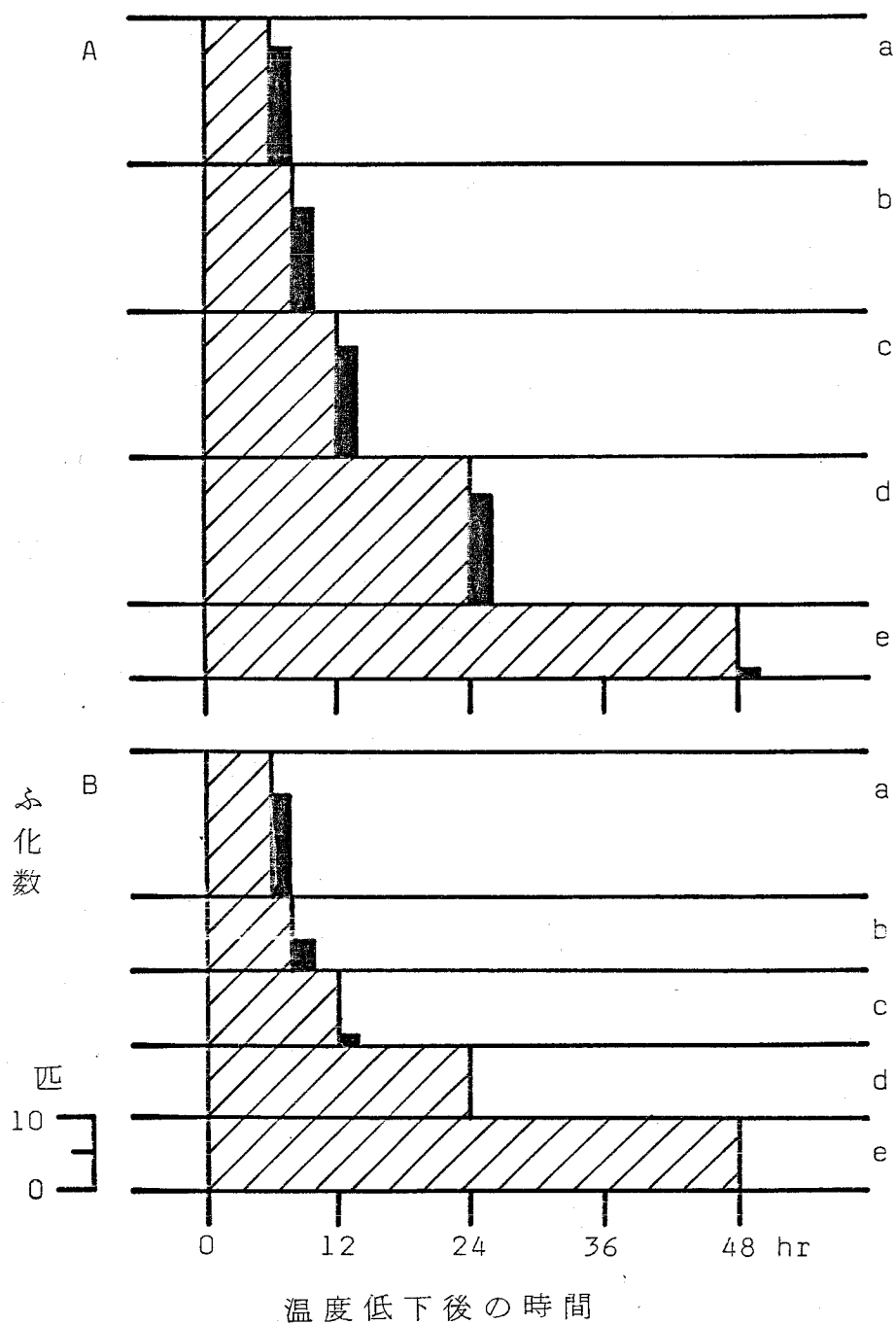


図66 ふ化時刻にたいするいろいろな温度の低温ハルスの影響 (全暗黒). 1処理 100卵.  
 A: 0°C 低温ハルス. B: -10°C.  
 a: 6時間低温ハルス. b: 8時間. c: 12時間.  
 d: 24時間. e: 48時間.  
 他は図65を参照.

化時刻が設定されたふ化直前の個体のみが死  
てするものと考えられる。

#### 5.2.4.7 低温パルス後の温度の影響

10℃、2～6時間の低温パルスを与え、パ  
ルス前の温度を25℃、パルス後の温度を25、  
20、15℃として温度上昇後のふ化のパターン  
を調べた。光条件はDDである。

低温パルスが2または4時間では、パルス  
後の温度が高い（20℃、25℃）ほうが、温度  
上昇からふ化までの時間が短くなる傾向がみ  
られた（図67）。6時間のパルスでは、パル  
ス後の温度のいかんにかかわらず、温度上昇  
後2時間以内にふ化が集中した。このことは、  
温度低下信号によって始動する測時系の温度  
上昇信号にたいする反応が経時的に変化する  
ことを再び示している。さらに解発されたふ  
化行動そのものは、温度の影響を受けること  
を示唆している。

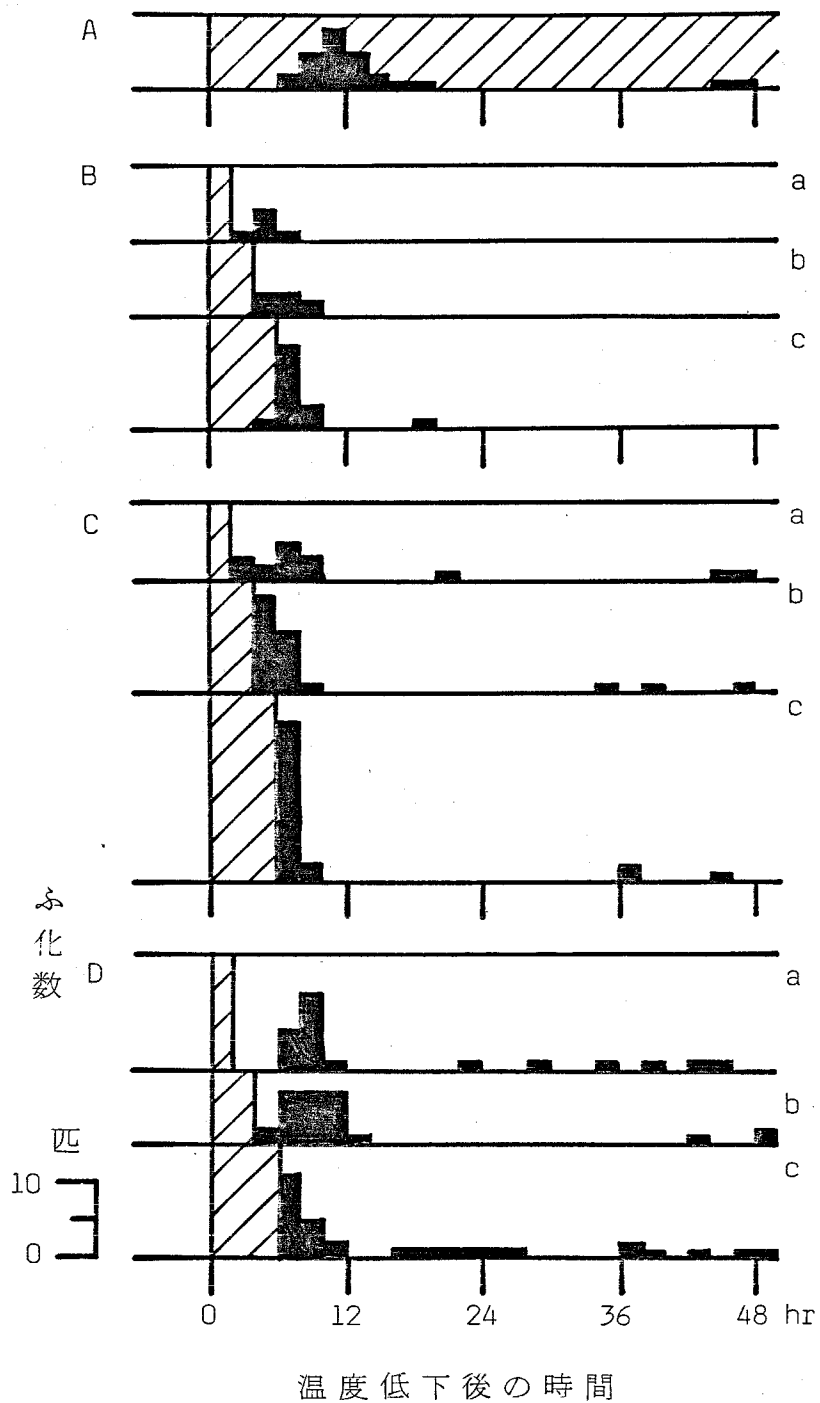


図67 ふ化時刻にたいする低温パルス(10°C)後の  
 いろいろな温度の影響(全暗黒).  
 1処理 300卵.  
 A: 25→10°C. B: 25→10→25°C.  
 C: 25→10→20°C. D: 25→10→15°C.  
 a: 2時間低温パルス. b: 4時間. c: 6時間.

### 5.2.5 温度上昇信号とふ化時刻の関係

DD または LL において、 $15^{\circ}\text{C}$  から  $25^{\circ}\text{C}$  への温度上昇ステップを与えると、光の有無にかかわらず温度上昇後2時間以内にふ化がみられた(図68)。その後ほとんどふ化せず、卵は死亡した。このことは、温度上昇信号によってふ化行動が直接解発されることを示しており、ふ化時刻の決定に関与する測時反応とは本質的に異なる反応である。

次に DD、LL において、 $15^{\circ}\text{C}$  中にいろいろな長さの高温( $25^{\circ}\text{C}$ )パルスを与えた。

DD、LL とともに温度上昇後2時間以内に部分的なふ化の集中がみられた後、高温パルスの長さにかかわらず、DD では温度低下後10～12時間(図69)、LL では6時間頃(図70)にふ化のピークがみられた。

DD において、パルスの温度を  $30^{\circ}\text{C}$  または  $20^{\circ}\text{C}$  としても、やはり温度上昇後2時間以内および温度低下後10～12時間頃にふ化のピー

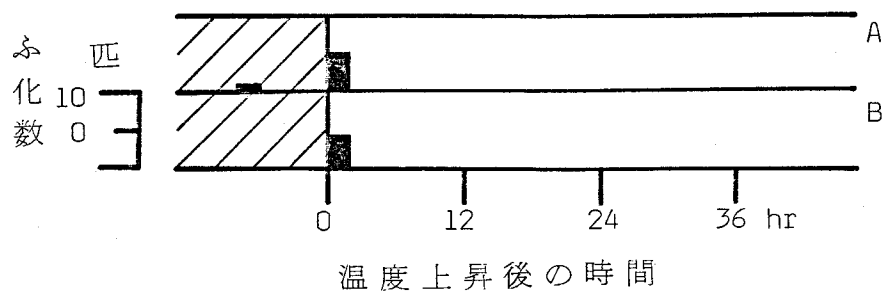


図68 孵化時刻にたいする温度上昇単一信号の影響。  
 1 処理 100 卵。  
 A: 全暗黒. B: 全照明。  
 他は図37を参照。

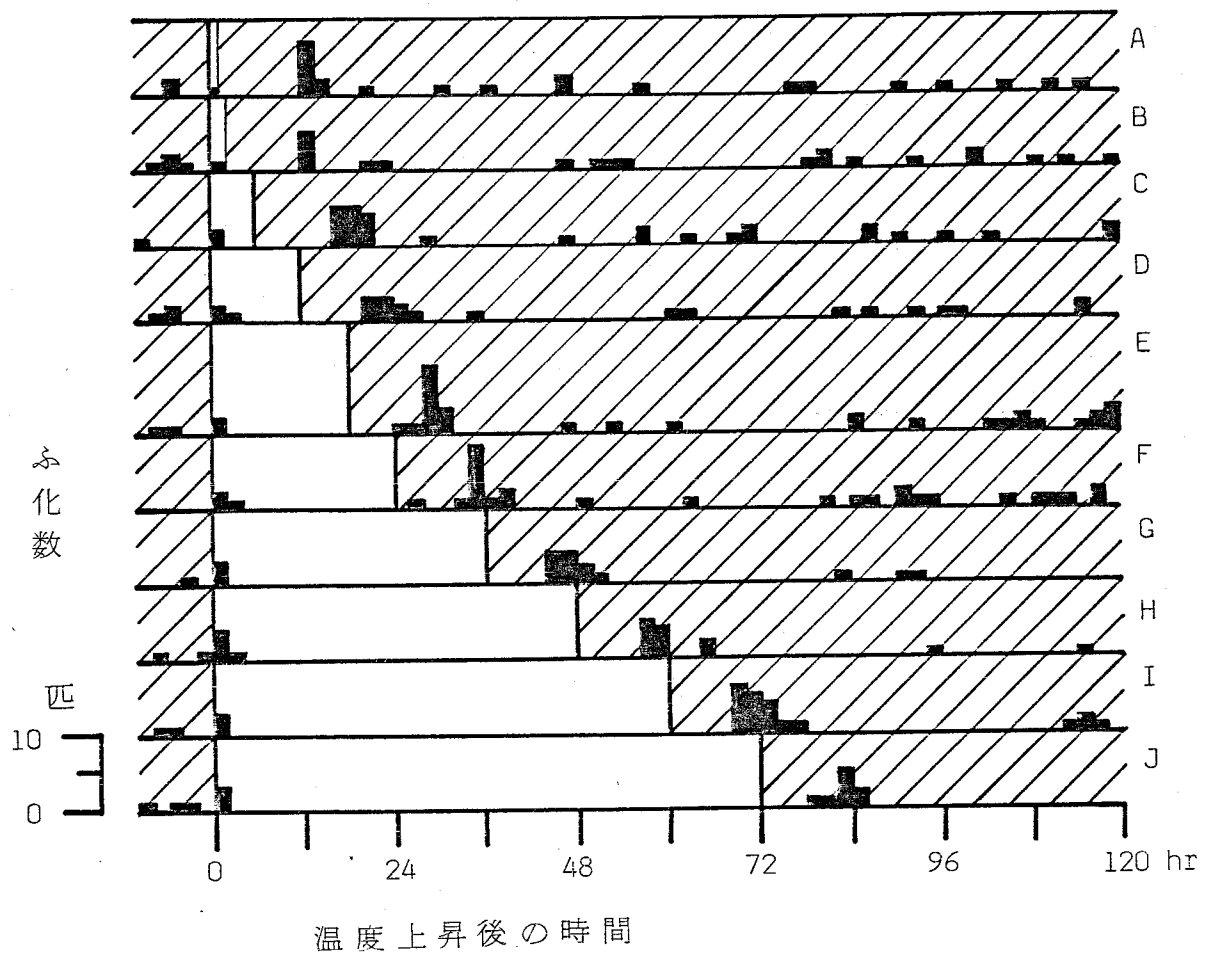


図69 孵化時刻にたいするいろいろな長さの高温パルス(25°C)の影響  
(全暗黒). 1 処理 100 卵.  
A: 1/2 時間 高温パルス. B: 2 時間. C: 6 時間. D: 12 時間.  
E: 18 時間. F: 24 時間. G: 36 時間. H: 48 時間. I: 60 時間.  
J: 72 時間. 他は図37を参照.

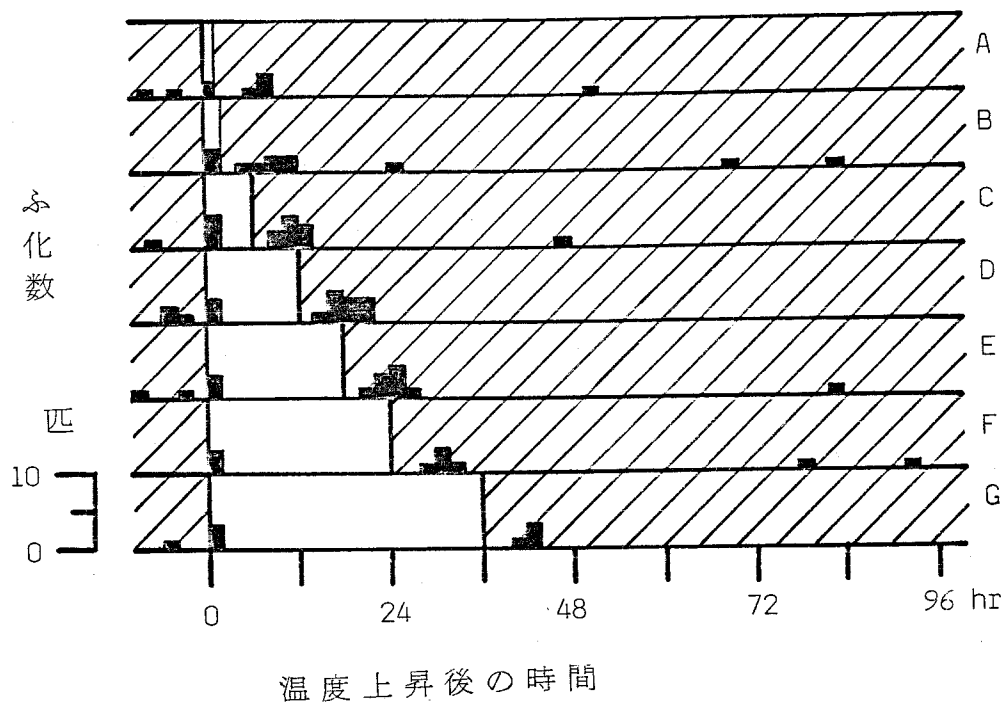


図70 孵化時刻にたいするいろいろな長さの高温ハルス(25℃)の影響(全照明). 1処理100卵.  
A: 1時間高温ハルス. B: 2時間. C: 6時間.  
D: 12時間. E: 18時間. F: 24時間. G: 36時間.  
他は図37を参照.

がみられた (図71, 72)。

これらの結果からは、温度上昇信号は不化行動を解発するが、不化時刻の決定には関与せず、温度低下信号のみによって不化時刻が決定されているようにみえる。しかし、不化時刻の決定に温度上昇信号も関与していることは、図38から示唆されており、この点を調べるため次の実験を行った。温度周期 (25:15°C) を与えておき、低温相の長さを1回だけ変えて温度周期の位相変位の効果を調べた。

DDでは、高温相が長いと低温相が短くてもその後の温度上昇に反応して不化する傾向がみられた (図44, 73)。LLでもその傾向は同様であったが、温度上昇信号に反応するのに必要な低温相の長さが、DDにおけるより短くてもよかった (図45, 74)。

このように、温度上昇の影響が低温相にひきつがれ、経時的に変化する。先行する高温相が長いほど、低温相中で温度上昇信号に反応して不化する状態に至るまでの時間が短く



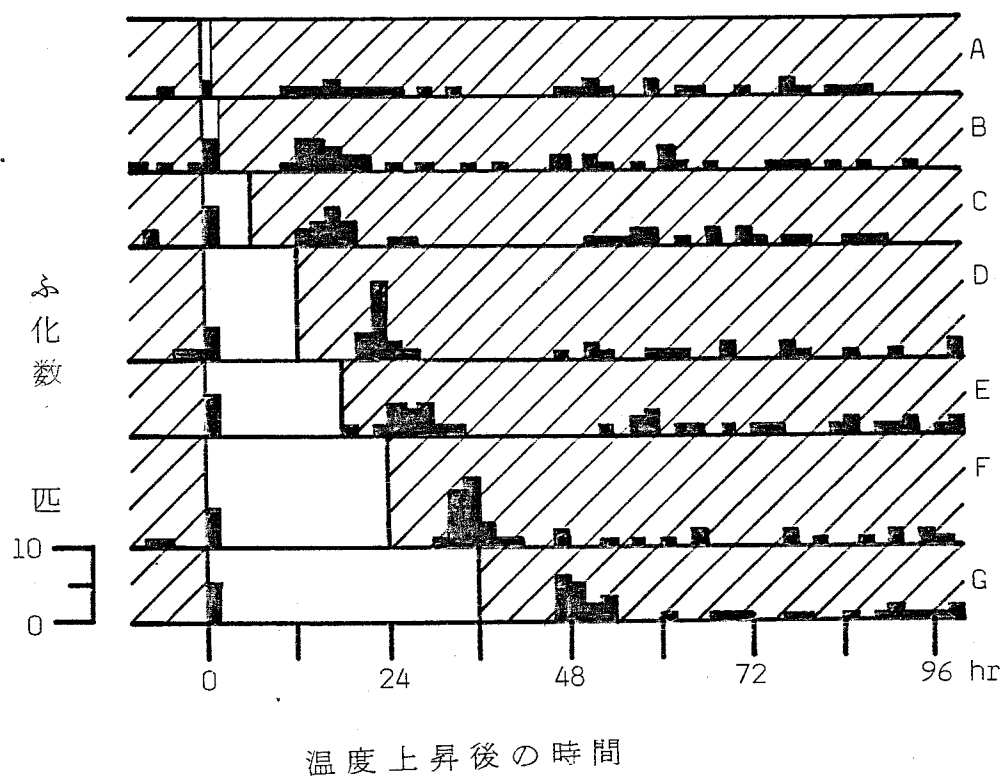


図71 ふ化時刻にたいするいろいろな長さの高温パルス(30°C)の影響(全暗黒). 1処理100卵(C~G)または200卵(A, B).  
 A: 1/2時間高温パルス. B: 2時間. C: 6時間.  
 D: 12時間. E: 18時間. F: 24時間. G: 36時間.  
 □: 30°C. ▨: 15°C.

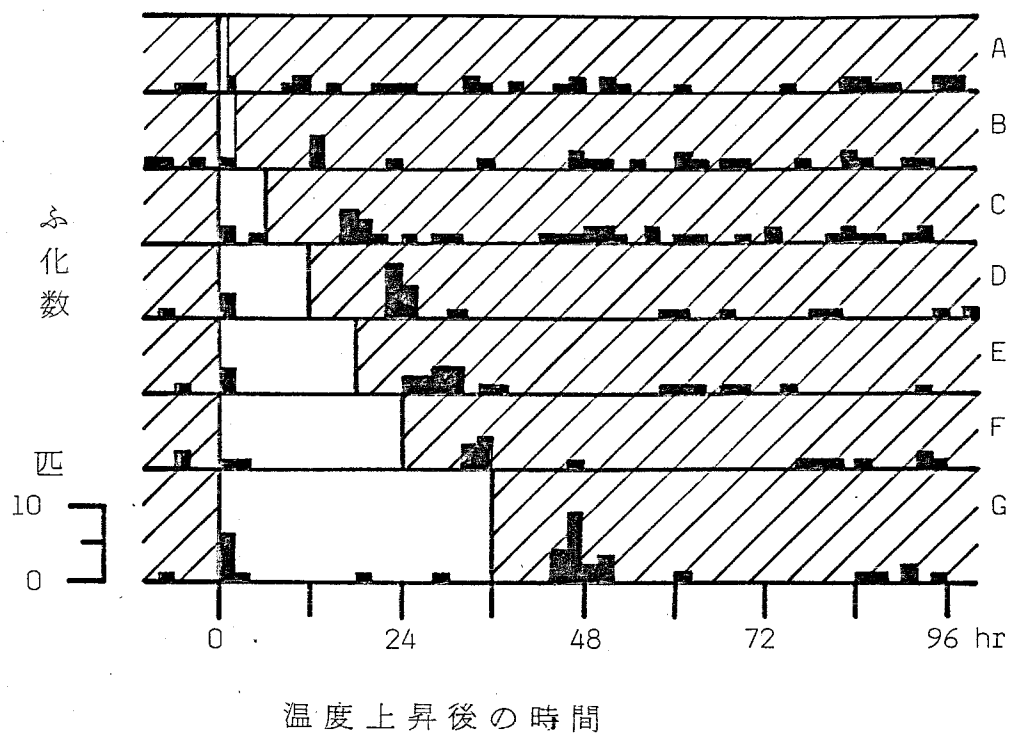
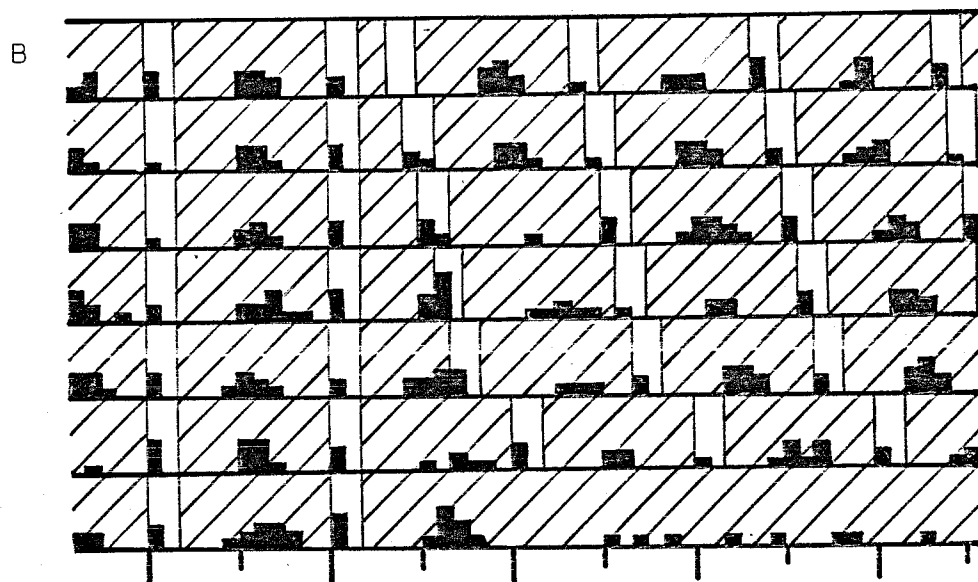
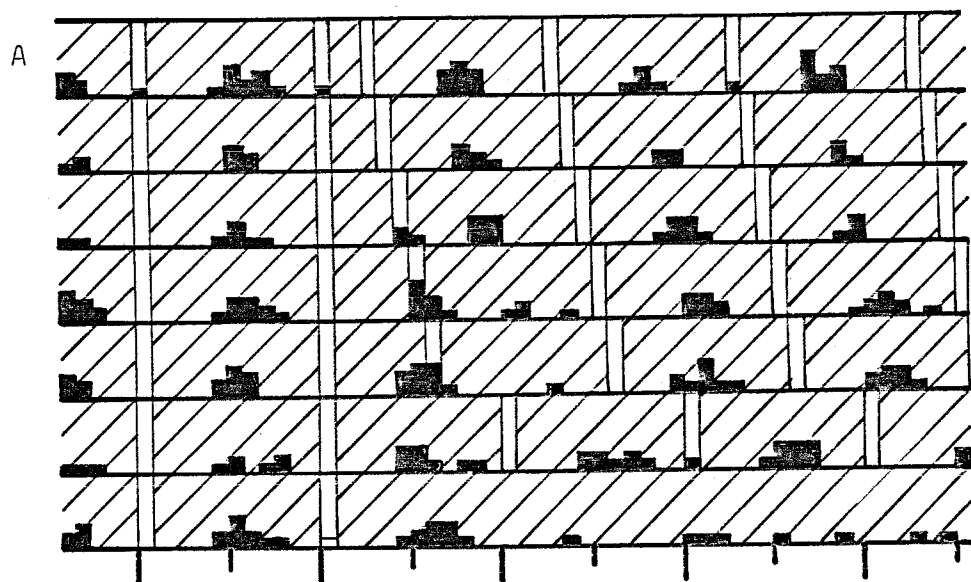


図72 孵化時刻にたいするいろいろな長さの高温パルス(20°C)の影響(全暗黒). 1処理100卵(D~G)または200卵(A~C). □:20°C. ▨:15°C. 他は図71を参照.



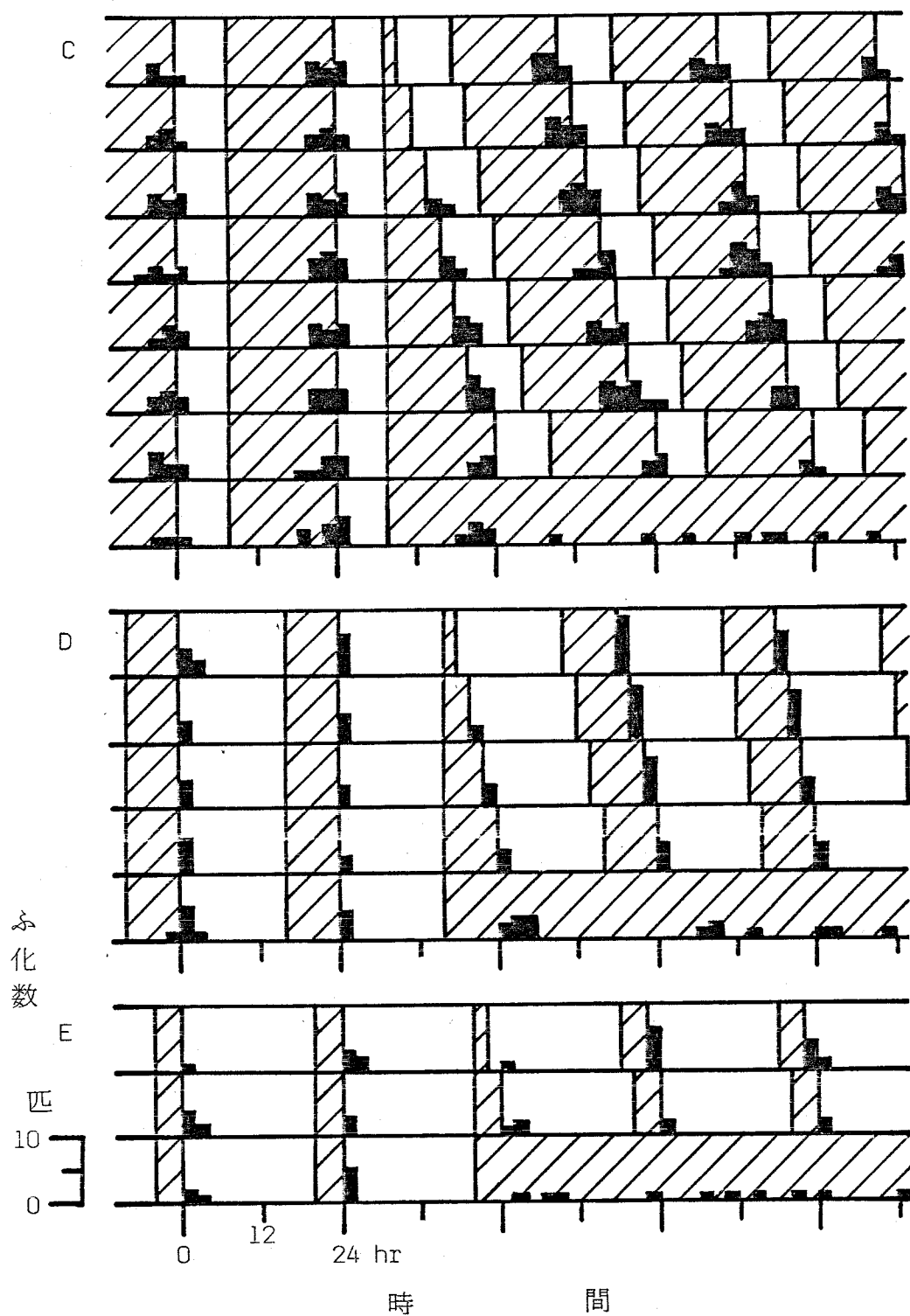
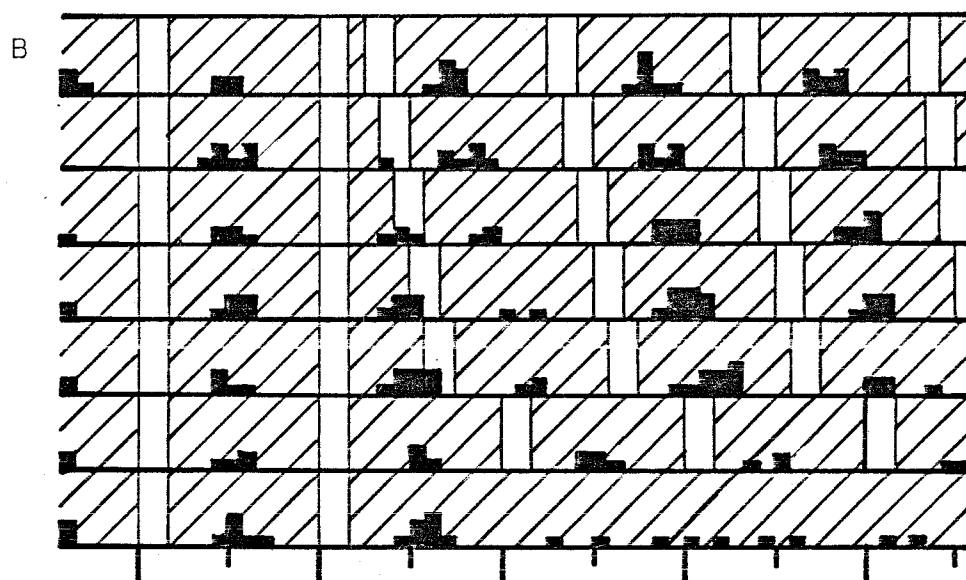
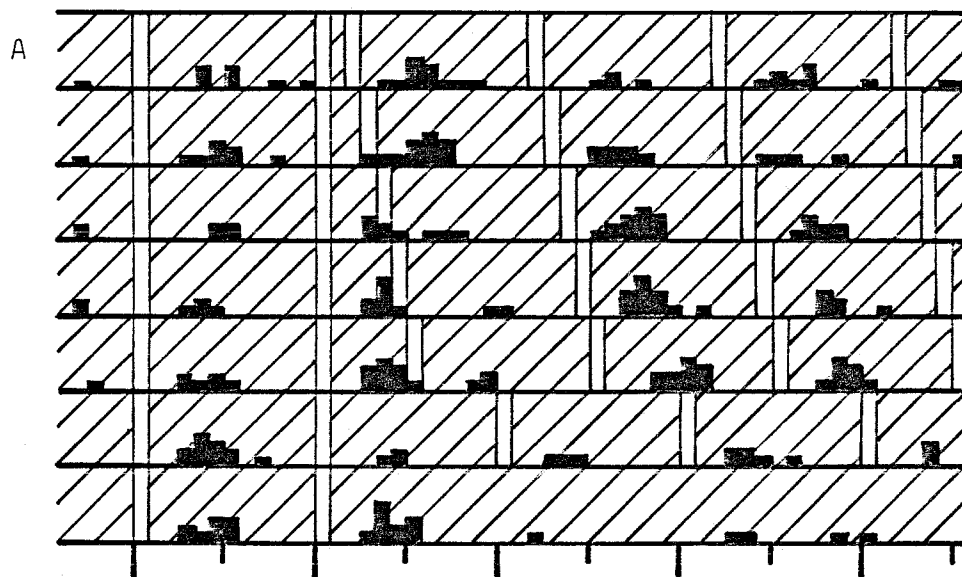


図73 ふ化時刻にたいする温度周期の高温相後へのいろいろな長さの低温相の挿入の影響<sup>1</sup>(全暗黒). 1処理200卵.  
 A: 25°C - 2時間: 15°C - 22時間. B: 4時間: 20時間.  
 C: 8時間: 16時間. D: 16時間: 8時間. E: 20時間: 4時間.  
 他は図3を参照.



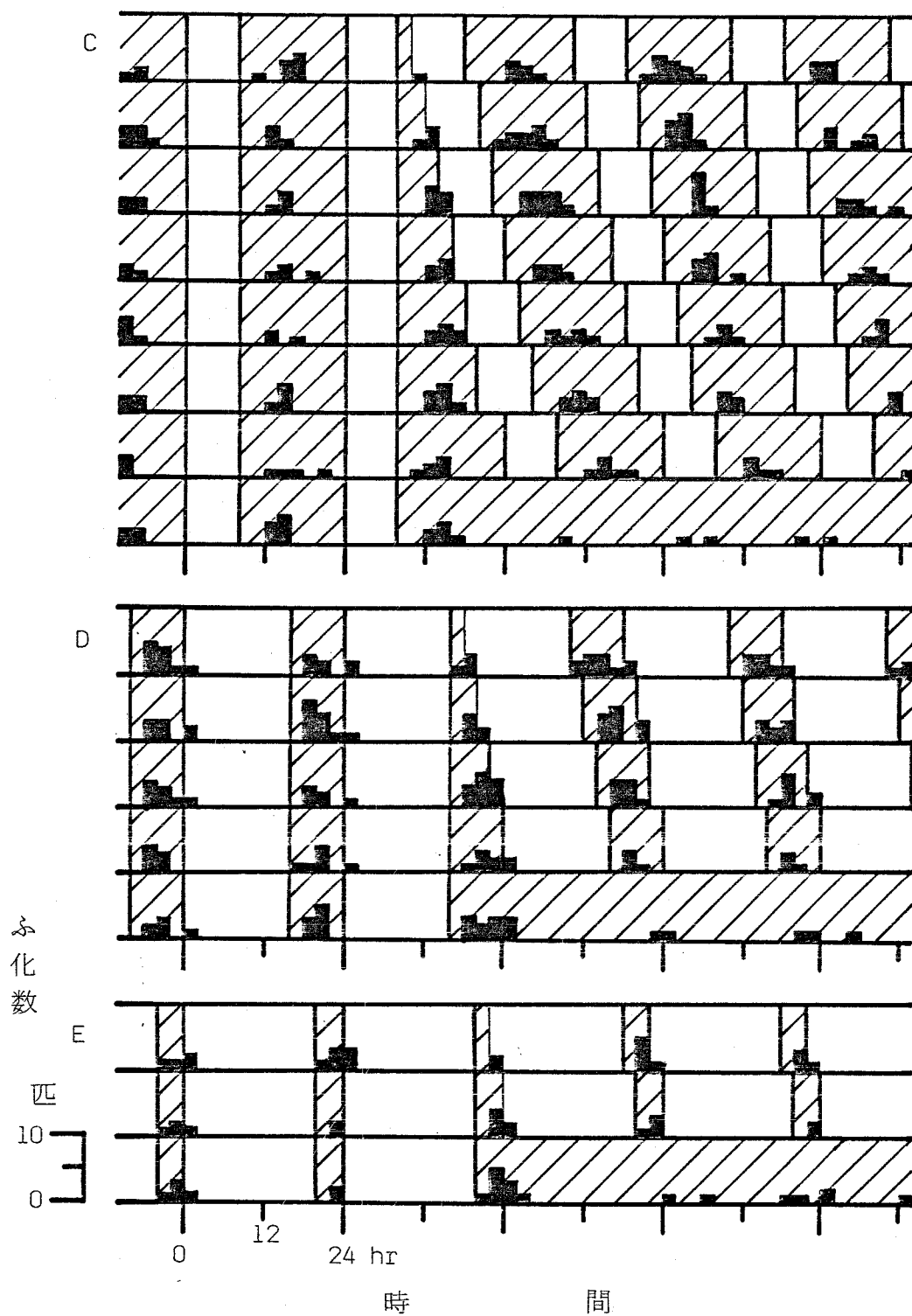
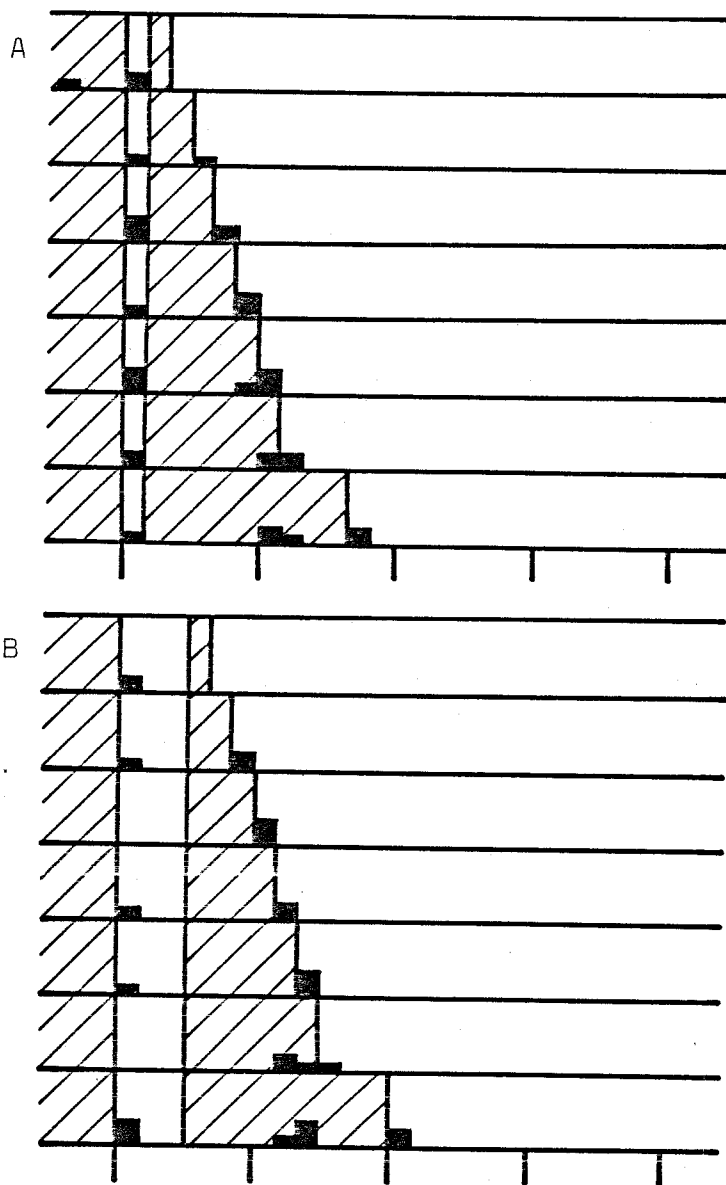


図74 孵化時刻にたいする温度周期の高温相後のいろいろな長さの低温相の挿入の影響(全照明). 1処理200卵.  
記号の説明は図37, 73を参照.

なる。したがって、低温相における状態変化は、高温相での反応の進行程度に依存するとみてもよい。また、測時反応の進行過程に光が影響すること、DDとLLとの結果の比較からわかる。

次に、あらかじめ $15^{\circ}\text{C}$ に卵を保ち、2~24時間の高温( $25^{\circ}\text{C}$ )パルスを与えて $15^{\circ}\text{C}$ にもどし、2~18時間後に再び $25^{\circ}\text{C}$ に移した。DDでは、高温パルスの長さにかかわらず、それに続く $15^{\circ}\text{C}$ の低温が2時間では、2回目の温度上昇(この節では $T_{\text{u-rise}}$ とする)でふ化せず、4時間以上の場合にふ化がみられた(図75)。LLにおいてもほぼ同様の結果が得られた(図76)。

このように、高温パルスの場合には、低温相中の温度上昇にたいする反応は高温パルスの長さの影響を受けなかった。しかし、図73、74で示した温度周期の場合には、高温相の長さによって低温相中の温度上昇にたいする反応性が変化した。このことは、高温パルスの





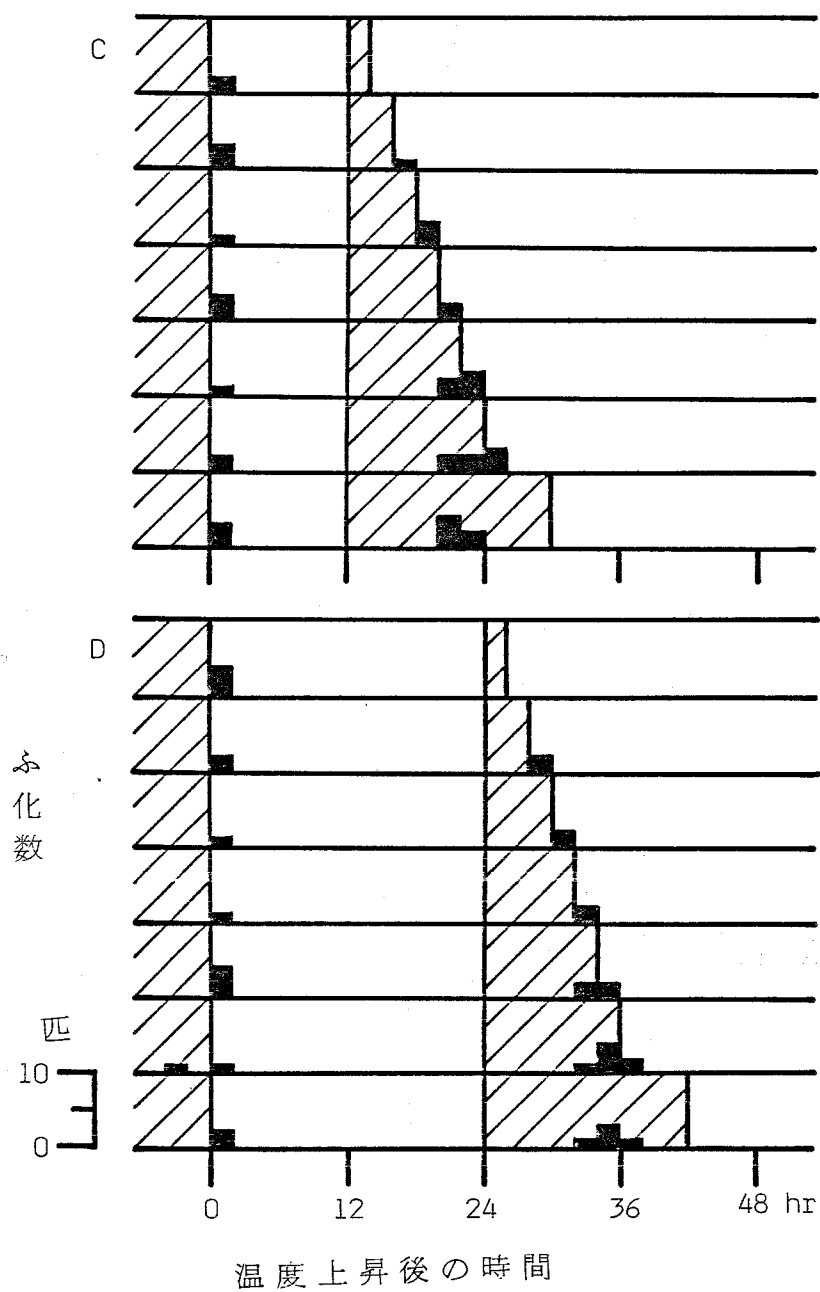
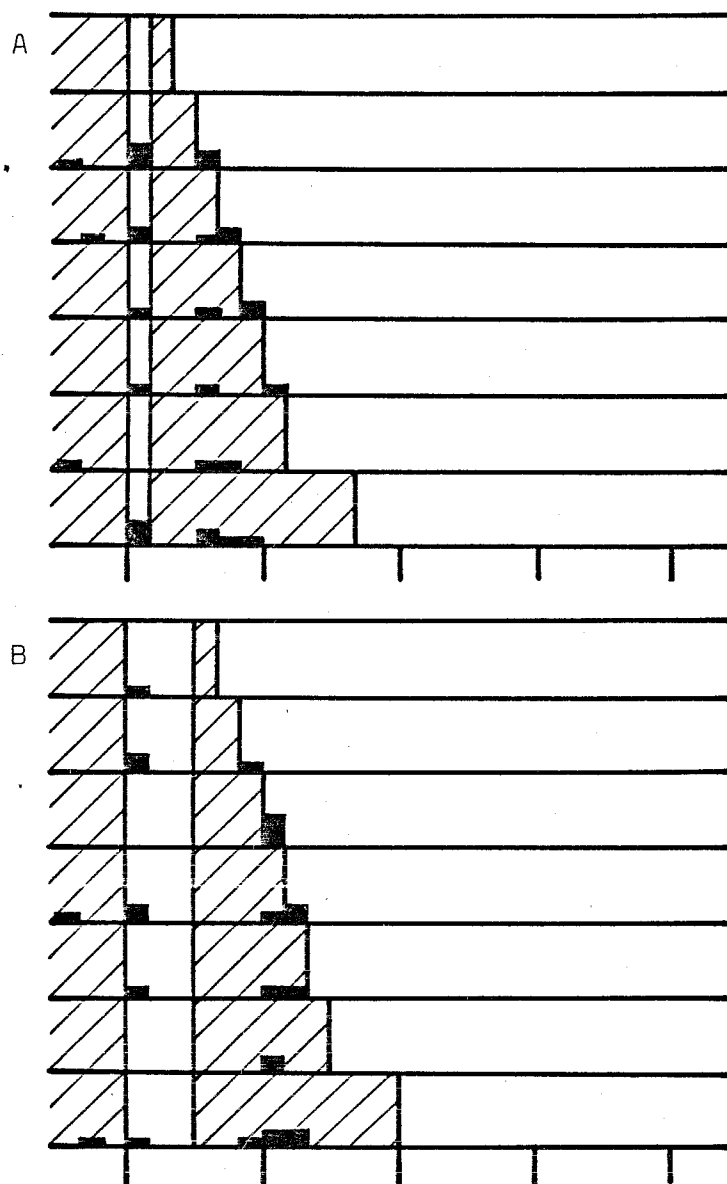


図75 ふ化時刻にたいするいろいろな長さの高温ハルス(25℃)後のいろいろな長さの低温相の挿入の影響(全暗黒). 1処理50卵.  
A: 2時間高温ハルス. B: 6時間. C: 12時間  
D: 24時間. 他は図37を参照.



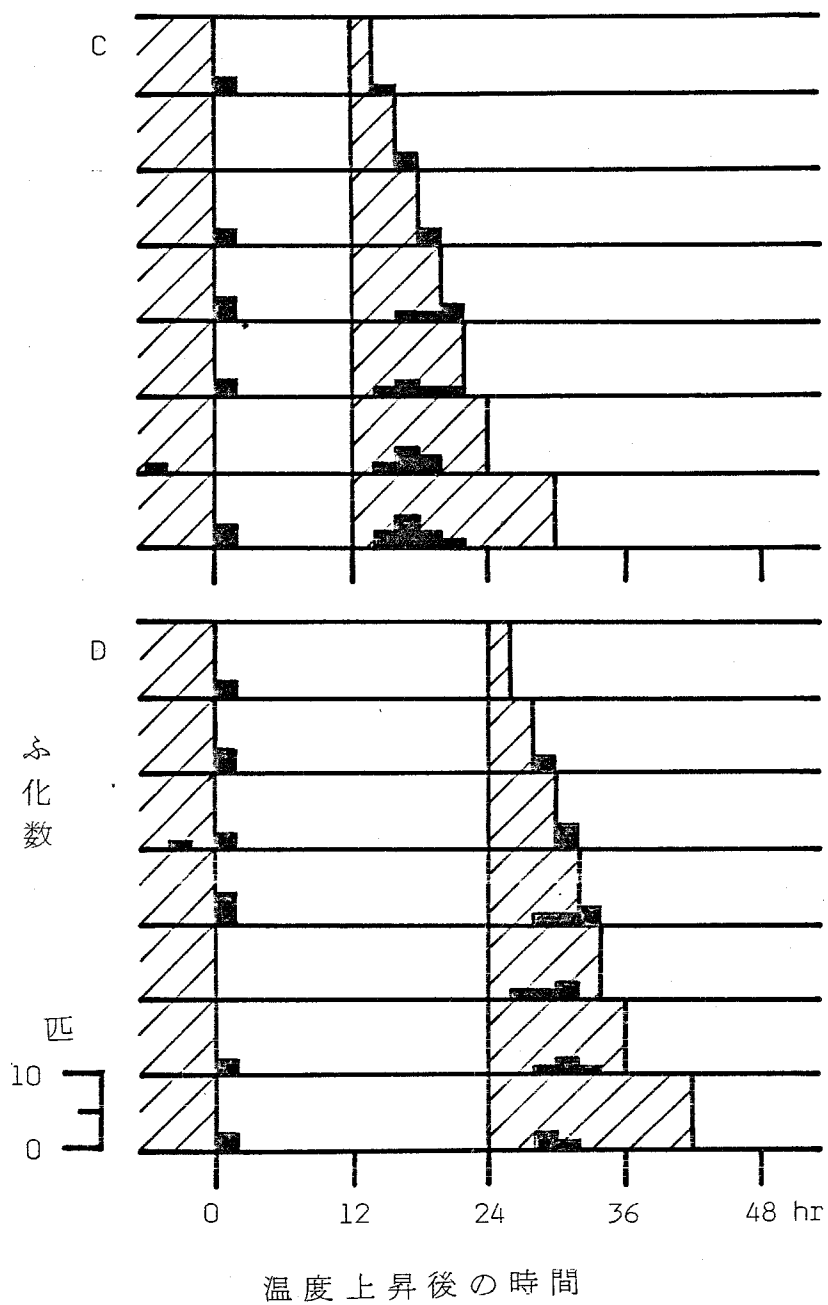


図76 ふ化時刻にちいするいろいろな長さの高温パルス(25℃) 後のいろいろな長さの低温相の挿入の影響<sup>p</sup>(全照明). 1 処理 50 卵. 記号の説明は図37, 75を参照.

場合には、温度低下信号によって始動する測時反応の支配を強く受けていることを示している。もし温度上昇により始動する測時反応が同程度に関与しているならば、温度周期の場合と高温パルスの場合における低温相中の温度上昇にたいする反応の経過は同様でなければならない。このような相違はなぜ生じたのであろうか。温度上昇信号が1回のみの場合とくりかえされた場合とで反応が異なるのであろうか。もしそうだとすれば、以前の信号が温度上昇によって始動する測時反応になんらかの影響を与えている可能性がある。

#### 5.2.6 照度の影響

温度周期や温度低下ステップでのふ化ピークは、光が存在するかしないかによって異なっていた。そこで、いろいろな照度の下で温度周期（25:15℃、各12時間）あるいは温度低下ステップ（25℃→15℃）を与え、ふ化の

状態を観察した。

温度周期の場合、これまでの LL 条件に用いた 400 lux では、温度低下後 6 時間前後にふ化のピークがみられた (図 77)。100, 10 および 1 lux と照度が低下するほどふ化が遅れる傾向がみられた。しかし、400 lux と 1 lux の間の差は、1 lux と 0 lux の差よりもはるかに小さい。

25℃ から 15℃ への温度低下ステップの場合も、上記と同様の傾向が得られた (図 78)。

照度によってふ化のピークの時間が変化することは、測時反応の進行速度に光の強さが影響するためだと考えられる。

#### 5.2.7 ふ化率

ヒメギスの卵は、25℃ 恒温ではほとんどふ化しないが、温度周期を与えるとふ化率が高まり、温度の変化そのものがふ化を解発する要因である (5.2.1)。しかし、温度の組み

照度 ( lux )	ふ 化 数 (匹)										平均ふ化時刻 ±標準偏差	ふ化率 ( % )	
	低温相 ( 15°C )					高温相 ( 25°C )							
400	15	55	18	17	1						6.10±1.71	83.1	
100	8	53	56	16	3	2					6.41±1.86	86.3	
10		32	50	35	11	3					7.52±1.99	81.9	
1	1	24	46	41	15	4					7.87±2.07	81.9	
0			3	20	43	70	2				11.70±1.64	86.3	
0						12					18	24 hr	
	時 間												

図77 ふ化時刻にたいするいろいろなる照度下における温度周期 (25:15°C, 各12時間) の影響. 1 処理 160卵. 平均ふ化時刻は観察時の中間値とした.

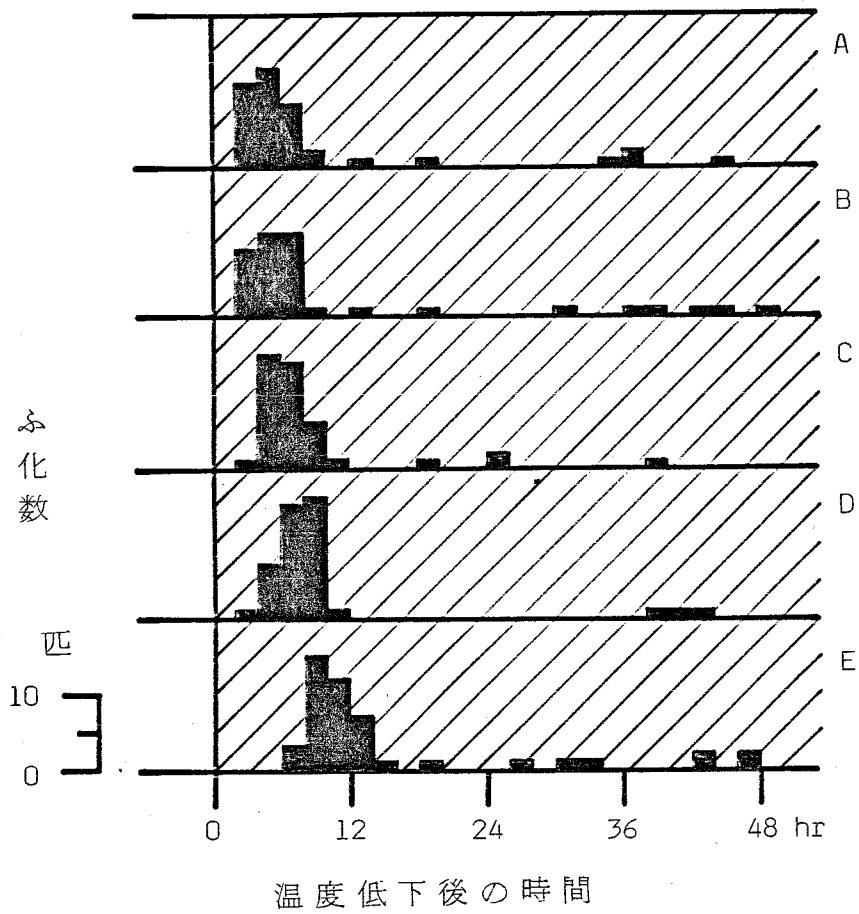


図78 ふ化時刻にたいするいろいろの照度下における  
温度低下単一信号の影響<sup>3</sup>. 1処理160卵.  
A: 400 lux. B: 100 lux. C: 10 lux.  
D: 1 lux. E: 0 lux.  
他は図37を参照.

合わせによってふ化率が変化しており、ふ化の適温は比較的低い $15^{\circ}\text{C}$ 前後との組み合わせである。

$25^{\circ}\text{C}$  恒温条件でほとんどふ化しないのは、ふ化行動の解発が阻害されるためであって、ふ化直前まで発育することはできる。温度周期（ $25:15^{\circ}\text{C}$ 、各12時間）の前に $25^{\circ}\text{C}$ 、DDにおくと、その期間が8日間以下の場合にはふ化率は80%以上であった（図79）。しかし、14日間以上になると10%またはそれ以下しかふ化せず、ほとんど死亡した。 $25^{\circ}\text{C}$ に20日間保った場合、少数がふ化したが、それから温度周期に移しても、それ以上ふ化しなかった。これは、恒温期間中にすでに死亡していたことを示している。 $25^{\circ}\text{C}$ では発育できるが、ふ化行動そのものが抑制されるのである。

高温（ $25^{\circ}\text{C}$ ）と低温（ $15^{\circ}\text{C}$ ）の時間を変えてふ化率にたいする影響を調べた。まず周期長が24時間の場合である。（ $25^{\circ}\text{C}$ ）1時間／（ $15^{\circ}\text{C}$ ）23時間から（ $25^{\circ}\text{C}$ ）16時間／（ $15^{\circ}\text{C}$ ）



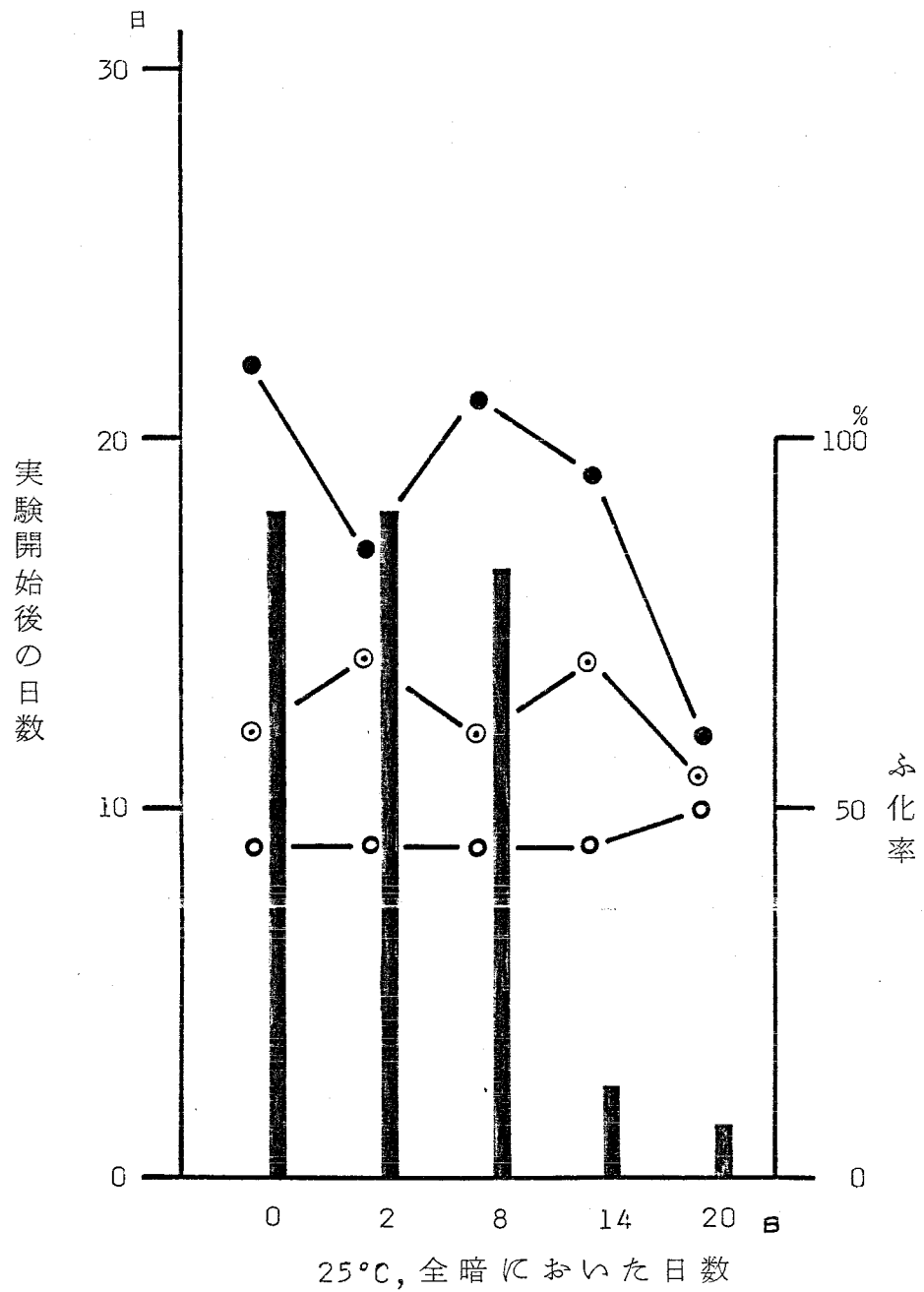


図79 25°C, DDから温度周期 (25:15°C, 各12時間) に移行した場合のふ化率およびふ化までの日数。  
 ○: 最初のふ化。 ⊙: 平均ふ化日数。  
 ●: 最後のふ化。 ヒストグラムはふ化率。

8時間では70%以上の高いふ化率が得られたが、15℃恒温ではやや低くなる(図80)。

(25℃) 20時間 / (15℃) 4時間でふ化率は約50%となり、高温相がそれ以上長くなると急激にふ化率が低下し、25℃恒温では5%前後となった。DDとLLでの結果はほぼ同様であった。

次に高温相と低温相の合計を非24時間とした温度周期条件下でのふ化率をみた。DDにおいて、周期長が24時間で、低温相の時間が12時間以上の場合にふ化率は80%以上であったが、それ以外のどの処理でもふ化率はそれ以下であった(図81)。LLでもほぼ同様の結果であった(図82)。

このように、光周期の場合と同様、ふ化には、高温相と低温相の最適長があるのだが、最適周期長が24時間であることに特別な意味があるのかどうか、より詳細な実験が必要である。

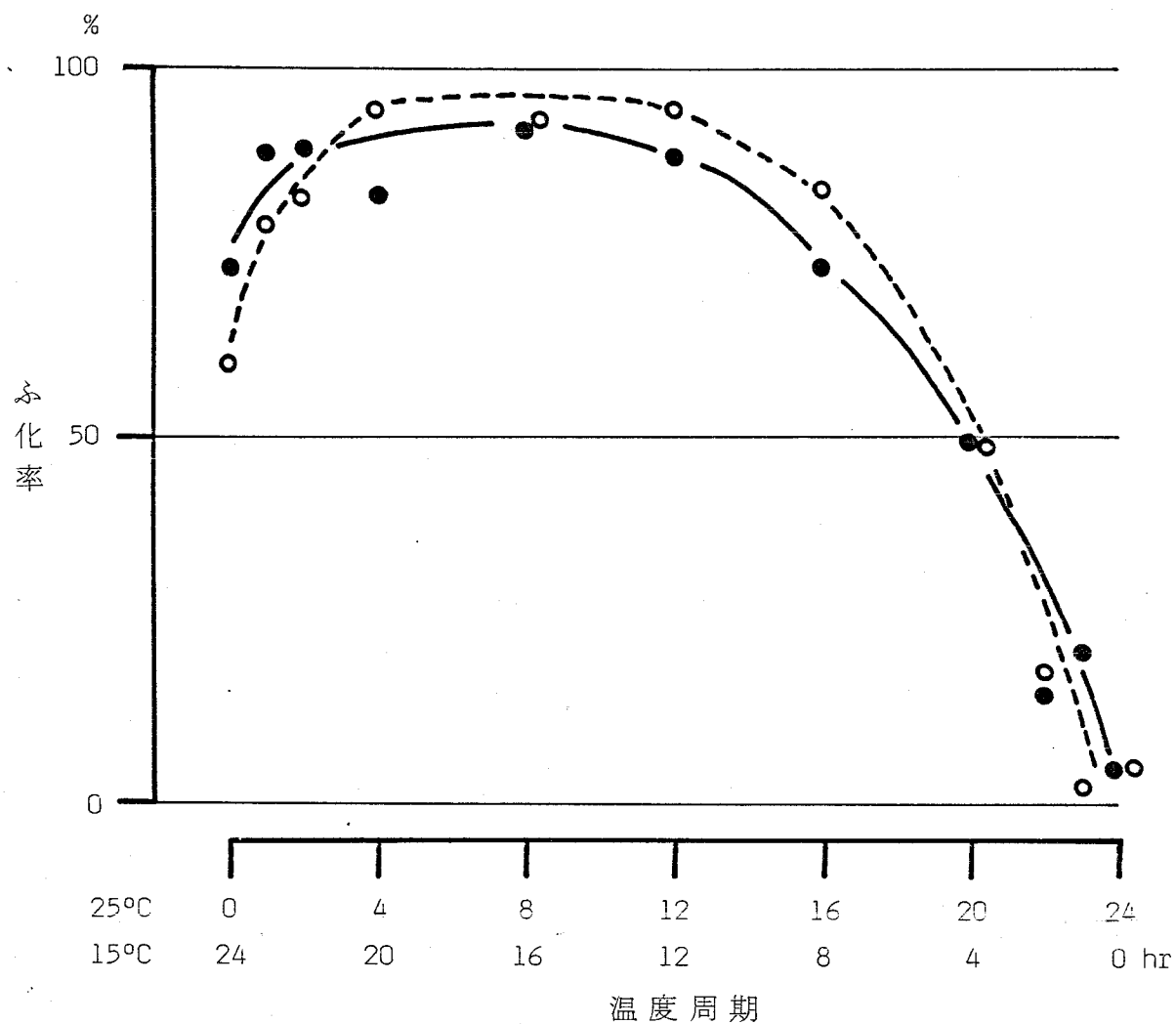


図80 温度周期 (25:15°C) の下でのふ化率。  
●: 全暗黒. ○: 全照明.

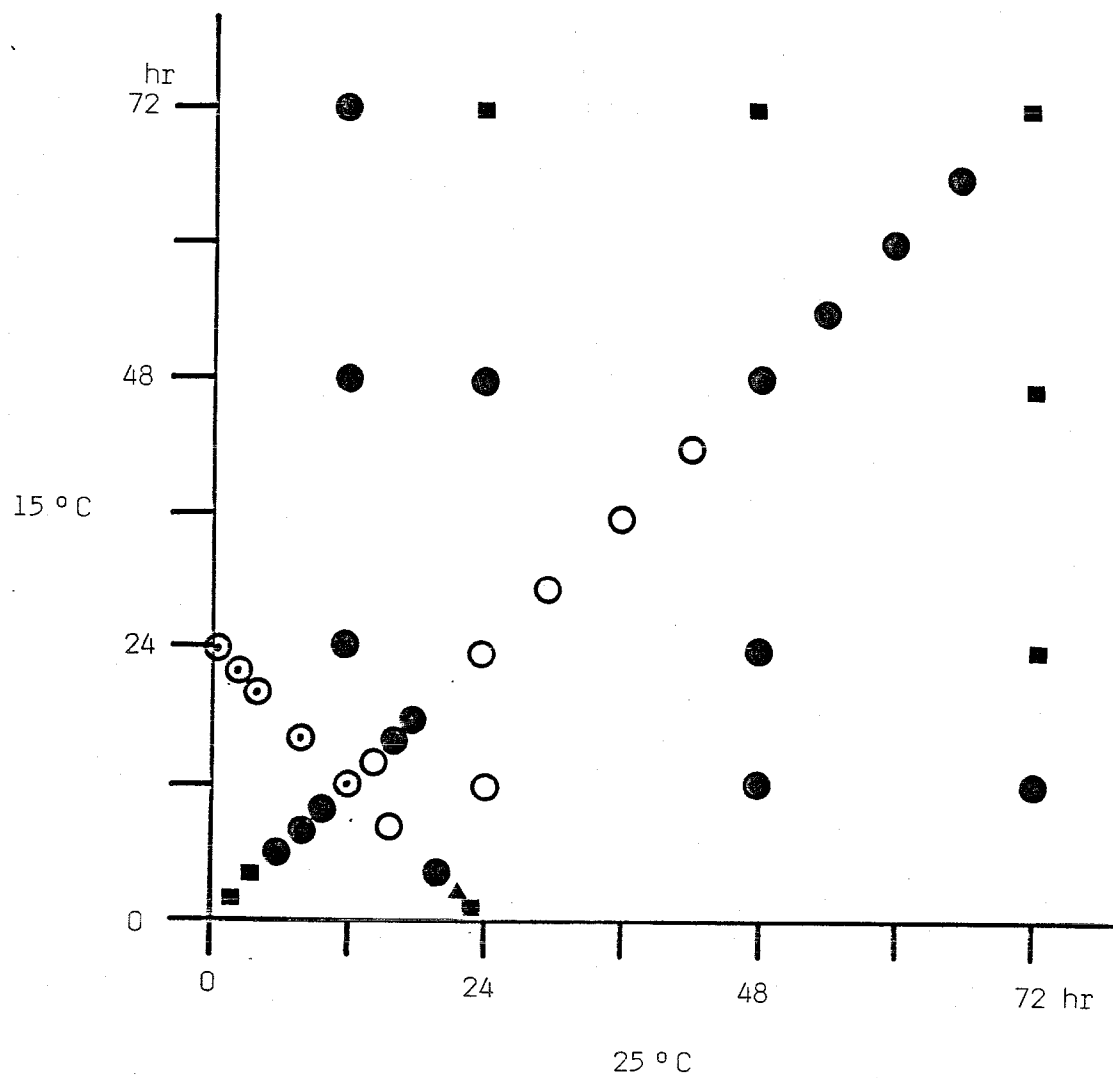


図81 温度周期 (25: 15°C) の下での不化率 (全暗黒).

◎: ~80%, ○: ~60%, ●: ~40%.

■: ~20%, ▲: ~0%.

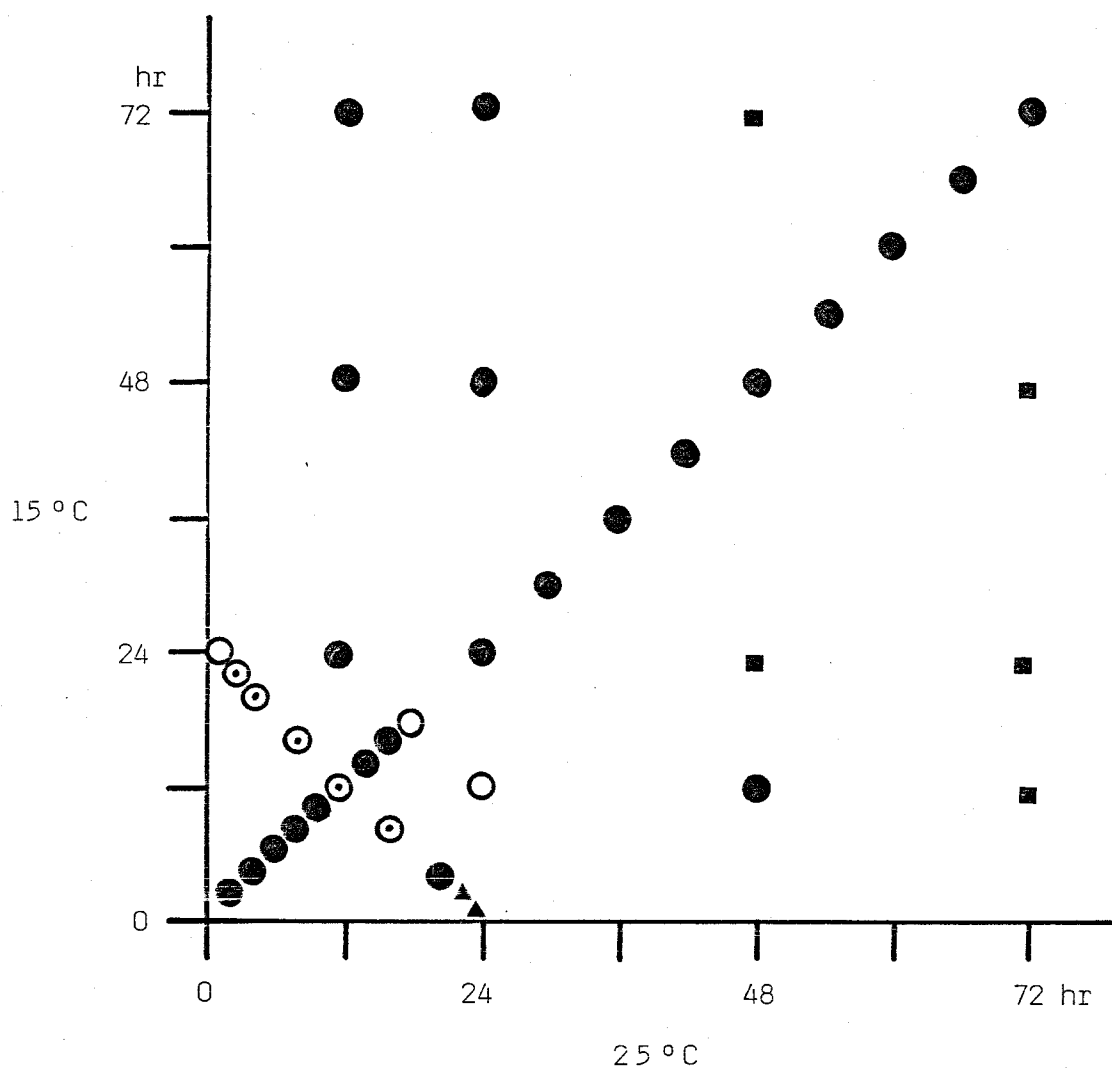


図82 温度周期 (25:15°C) の下での灰化率 (全照明).  
記号の説明は図81を参照.

## 5.3 考察

### 5.3.1 サーカディアンリズムの関与について

4.3.1 で述べたように、光の信号によって位相調節されるサーカディアンリズムの関与は認められなかった。温度の信号ではどうであろうか。

温度周期から恒常条件に移した場合、ふ化リズムの持続は認められなかった。また温度周期の位相をかえても、すぐに新しい条件に同調してふ化し、移行相は認められなかった。非24時間の温度周期条件下でも、温度低下後の決まった時間帯にふ化のピークがみられた。これらのことは、温度の信号によって位相調節されるサーカディアンリズムの関与を否定している。

### 5.3.2 低温相における温度上昇にたいする 反応

いろいろな長さの低温パルスにたいする反応（図59, 60, 61, 62, 63）から、温度低下ステップ後の温度上昇信号にたいする反応段階を図83—Aに示した。

（h）温度低下後2時間以内は温度上昇信号にたいしてほとんど反応しない段階。（i）温度低下後2～6時間で、DDでは温度上昇に反応してふ化するが、その反応はややにぶい。光が存在すると、温度上昇信号がなくてもふ化する段階。（j）6時間以後は、DDでは温度上昇に明確に反応するが、LLではそれほどはっきりせず、温度上昇後はふ化が抑制される傾向がある。i、j段階で温度上昇信号が与えられない場合、DDでは温度低下後10～12時間、LLでは6時間前後にふ化する。そのピーク後、ほとんどふ化しない時間帯が24時間みられ、その後不規則にふ化が

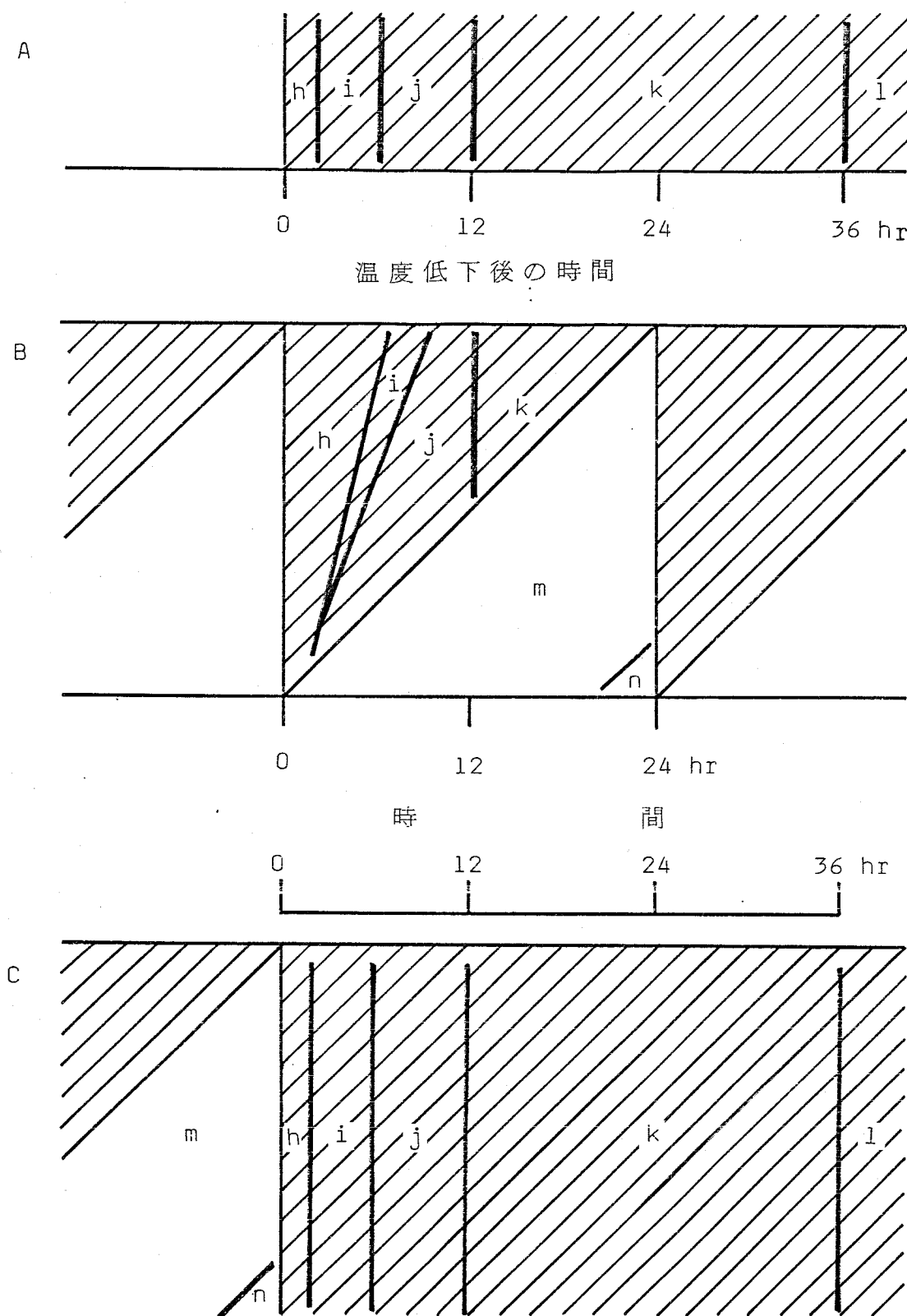


図83 高温相および低温相中の状態変化。  
 A: 温度低下ステップ。 B: 温度周期。 C: 高温パルス  
 □: 高温相。 ▨: 低温相。 説明は本文を参照。



続くから、ピーク後ふ化が抑制される段階kとなり、その後測時反応から解放されてふ化できる段階iになると考えられる(図61-F, 図64-A)。

次に、温度周期(図43, 44, 73, 74)および高温パルス(図75, 76)における低温相中の温度上昇信号にたいする反応を図83-B, Cに示した。

まず温度周期の場合である(図83-B)。  
h段階は、温度周期によって異なり、高温相が長いほどこの段階の持続時間は短くなる。高温相が18時間以上になると2時間またはそれより短くなる。それに続くi段階の持続時間は、hと同様に高温相の長さによって異なり、高温相が短いほど長くなり、j、k段階に進行していく。DDでは温度低下後10~12時間、すなわち段階jの末期にふ化のピークがみられ、LLではiの末期にピークがみられる。高温相移行時にふ化が集中するが、段階kにおいて温度上昇が与えられたため、

段階 $k$ は周期条件下では温度上昇が与えられることによってふ化する状態と考えられる。

その後はふ化が抑制された $m$ 段階となる。温度上昇後18~20時間にふ化する個体の一部みられ、段階 $n$ に至ると考えられる。

高温パルスの場合(図83-C)は、温度低下ステップ(図83-A)とほぼ同様の経過を示す。

これらのことから、ふ化時刻の決定には、温度低下信号によって始動する測時反応が関与していると考えられる。また温度上昇信号によって始動する測時反応の存在も示唆されている。低温相中の温度上昇信号にたいする反応の経時的変化が、周期のくりかえしがある条件と1回きりのパルス条件とで異なっていたが、これは、ふ化時刻の決定における温度の信号の働きが、その前の条件によって影響される可能性を示唆している。

低温相における測時系の状態変化は、温度低下信号にたいする反応にもみられた。これ

は2回の温度低下ステップを与えた実験結果  
(図55, 56, 57, 58) から示唆された。最初  
の温度低下後4時間以内に2番目の温度低下  
信号が与えられる、すなわち温度上昇信号に  
たいして反応しないか、または反応性の低い  
状態(h)(i)の時に第2の温度低下信号が  
与えられると、第2の温度低下信号によって  
ふ化時刻が再設定されるが、それ以後に与え  
られれば、第1の温度低下で始動した測時反  
応に第2の温度低下信号がある程度の影響を  
およぼすにすぎない。

## 6 光と温度の組み合わせの影響

これまで、温度を一定にして光条件を、または光条件を一定にして温度条件をいろいろに変えて、光と温度の信号がふ化時刻の決定にどのように関与しているかを調べてきた。そこで次に、光と温度の信号を組み合わせ、両者がどのように相互に作用しあってふ化時刻を決定しているかを調べた。

### 6.1 実験方法

光や温度の条件の設定法その他は、4.1 および 5.1 で述べたのと同様である。

### 6.2 結果

#### 6.2.1 光周期と温度周期の組み合わせ

光周期と温度周期をいろいろな位相で組み

合わせてふ化の時間分布を観察した。まず高温相（ $25^{\circ}\text{C}$ ）と低温相（ $15^{\circ}\text{C}$ ）をそれぞれ12時間とし、12L:12Dと組み合わせた。

もし光周期のみによってふ化時刻が決められるならば、温度周期との位相差にかかわらず、L-on前後にふ化のピークがみられるはずである。また温度周期のみ依存するならば、温度上昇前後または温度低下後6時間頃のどちらかにふ化のピークがみられなければならない。しかし、ふ化の時刻は温度周期と光周期の位相差によって異なっていた（図84）。

すなわち、温度上昇と同時にまたはその後4～6時間以内にL-onがくる処理では、ほとんどが温度上昇前後にふ化し、それよりL-onの時間がおそくなると、低温相中の明期中の全般にふ化がみられるようになる。低温相に移行後2時間目以後にL-onが与えられると、L-on後2時間以内のふ化の集中が著しくなる。このように、ふ化時刻は温度周期または光周期のどちらか一方ではなく、両方の交互作用に

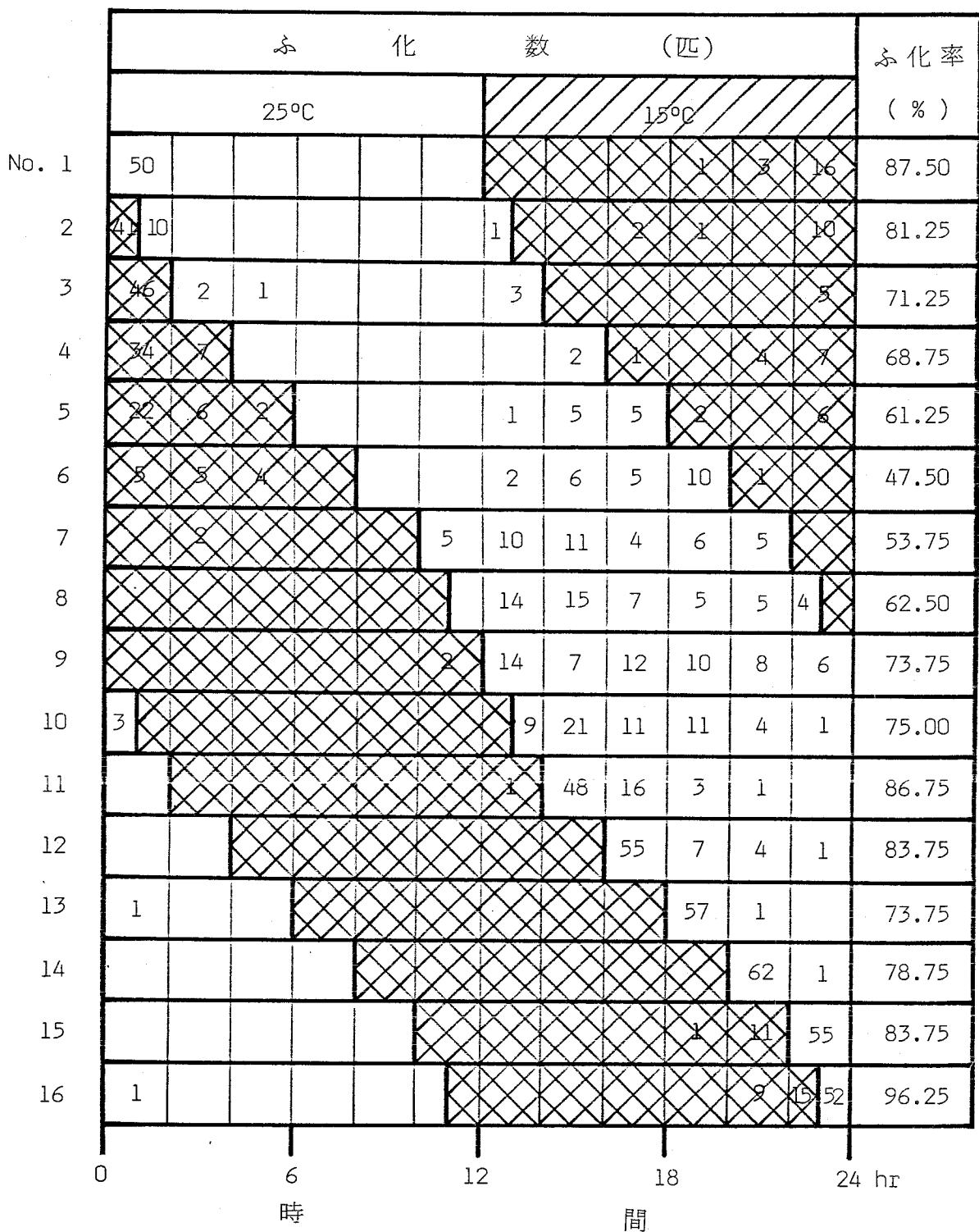


図84 ふ化時刻にたいする光周期(12L:12D)と温度周期(25:15°C, 各12時間)の組み合わせの影響。1処理80卵。

25°C: 25°C. 15°C: 15°C. □: 明期. ■: 暗期.

よって決められることがわかる。この交互作用の性質を明確にするために、いろいろな温度周期と光周期を組み合わせてふ化を観察した。

まず温度周期の高温相を  $25^{\circ}\text{C}$ 、低温相を  $15^{\circ}\text{C}$  とし、高温相と低温相に保つ時間をそれぞれ12時間とし、それを  $6\text{L}:18\text{D}$  と  $18\text{L}:6\text{D}$  の光周期と組み合わせた。つぎに、これとは逆の温度周期と光周期を組み合わせた ( $12\text{L}:12\text{D}$  に、 $8:16$  時間、 $16:8$  時間の温度周期)。基本的なふ化パターンは、図84の結果とほぼ同様であった (図85, 86, 87, 88)。ただ暗期が長くて温度上昇後は L-on のくる処理では、温度上昇前後におけるふ化の集中度が高くなる傾向がみられた。

次に、温度周期の高温相と低温相の温度レベルをいろいろに変えて、光周期と組み合わせた。高温相と低温相はそれぞれ12時間とし、光周期は  $12\text{L}:12\text{D}$  とした。温度差が  $5^{\circ}\text{C}$  でも  $2^{\circ}\text{C}$  でも、基本的なふ化パターンは図84で述

ふ 化 数 (匹)												ふ 化 率 ( % )	
25℃						15℃							
No. 1	20								1		19	20	75.00
2	24	1	1							1	9	18	67.50
3	31	1									2	23	71.25
4	39	2	1	1			1					2	57.50
5	36	3				1	2	5				3	62.50
6	16						6	6	4				40.00
7									49	7			70.00
8										57	2	1	75.00
9										2	49		63.75
10										1	13	46	75.00
	0	6	12	18	24	hr							
	時						間						

図85 ふ化時刻にたいする光周期 (6L:18D) と温度周期 (25:15℃, 各12時間) の組み合わせの影響, 1処理80卵, 記号の説明は図84を参照.



ふ 化 数 (匹)												ふ 化 率 ( % )	
25℃						15℃							
No. 1	33						2	7	2			61.25	
2		5	1				7	7	21	4		55.00	
3				1			1	2	6	26	7	66.25	
4				2	1		5	6	7	18	8	1	73.75
5	4				1		5	3	13	15	1	2	72.50
6							30	8	8	6			72.50
7	2							42	13	2			83.75
8									51	7			55.00
9										55	2	1	56.25
10											64	3	52.50

0

6

12

18

24 hr

時 間

図86 ふ化時刻に在りする光周期(18L:6D)と温度周期(25:15°C, 各12時間)の組み合わせの影響。1処理80卵。  
記号の説明は図84を参照。

ふ 化 数 (匹)												ふ 化 率 ( % )
25℃			15℃									
No. 1	45	1	1	3		1					3	67.50
2	20	10	1	7	3	4					1	57.50
3	4		4	22	6	7		1		1	1	57.50
4				27	5	3	6	1				52.50
5					38	5	2	3	2			62.50
6							60	3	1			80.00
7	1			1				48	6	1		71.25
8	1								56	1		72.50
9									7	60	1	85.00
10	1									1	58	75.00
0 6 12 18 24 hr												
時 間												

図87 ふ化時刻にたいする光周期(12L:12D)と温度周期(25°C-6時間:15°C-18時間)の組み合わせの影響. 1処理80卵.  
記号の説明は図84を参照.

ふ 化 数 (匹)												ふ 化 率 ( % )
25℃									15℃			
No. 1	47	1		1							1	62.50
2	28	3	8									50.00
3	20	2		3	1							32.50
4	3	4	2		2					5	5	26.25
5	1	1				3			1	6	12	33.75
6	1						6	3		11	12	45.00
7	5								7	25	4	60.00
8										33	11	61.25
9	2									1	35	62.50
10	4		1									72.50
0 6 12 18 24 hr												
時 間												

図88 ふ化時刻にたいする光周期(12L:12D)と温度周期(25°C-18時間:15°C-6時間)の組み合わせの影響。1処理80卵、記号の説明は図84を参照。

べたと同様であった(図89, 90, 91, 92, 93)。  
すなわち、二つの環境周期の位相差の拡大に  
ともなって、ふ化のタイミングは温度上昇か  
ら L-on に乗りかえられた。

以上のように、高温相・低温相の長さ、  
明期・暗期の長さを変えても、また温度レベ  
ルを変えても、二つの周期の位相差の効果は  
基本的にはかわらなかった。

## 6.2.2 内因性リズムが関与しているか

これまでの結果には、ヒメギスのふ化時刻  
の決定に内因性リズムが関与している証拠  
はない。しかし、光と温度の信号によって作  
動する測時反応が存在し、それは光周期と温  
度周期の位相差に応じて交互作用の影響をう  
けることがわかった。もし組み合わせられた二  
つの環境の片方が消滅した時、交互作用の効  
果も直ちに消えさるのだろうか。これは内因  
性検証のもう一つのアプローチとなる。この

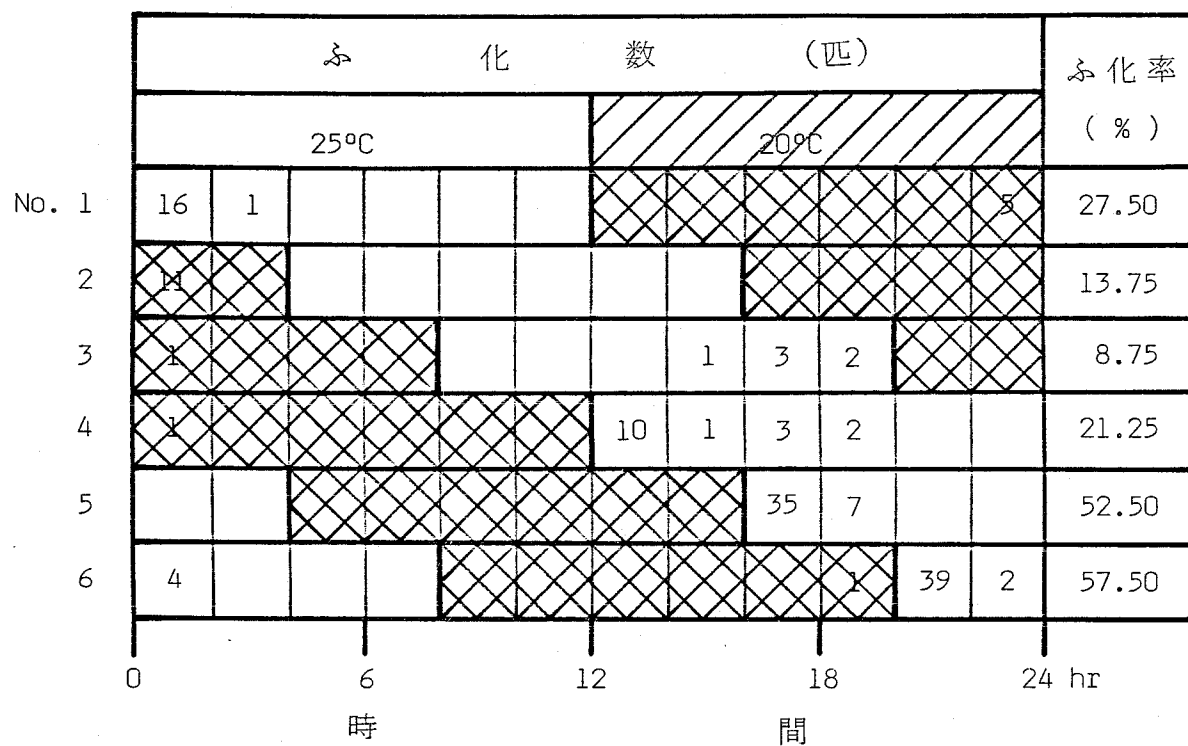


図89 ふ化時刻にたいする光周期(12L:12D)と温度周期(25:20°C, 各12時間)の組み合わせの影響。1処理80卵。  
20°C : 20°C。他は図84を参照。

ふ 化 数 (匹)												ふ 化 率 ( % )
20℃						15℃						
No. 1	46	18									1	81.25
2	12	4	13	1	2		3	2			1	47.50
3					19	5	3	5	4			45.00
4							28	9	11	8	2	72.50
5									49	9	2	75.00
6	2										61	88.75
	0		6		12		18		24	hr		
	時						間					

図90 ふ化時刻にたいする光周期(12L:12D)と温度周期(20:15°C, 各12時間)の組み合わせの影響。 1処理80卵。  
 [20°C]: 20°C, 他は図84を参照。

		ふ 化 数 (匹)										ふ 化 率 ( % )
		25℃					23℃					
No. 1		17									1	22.50
2		3		2								6.25
3					2							2.50
4							5	3				10.00
5									23	2		31.25
6											31	42.50
		0	6	12	18	24 hr	時 間					

図91 ふ化時刻にたいする光周期(12L:12D)と温度周期(25:23℃,各12時間)の組み合わせの影響。1処理80卵。  
 23℃: 23℃。他は図84を参照。

ふ 化 数 (匹)												ふ 化 率 ( % )
21℃						19℃						
No. 1	39	5									2	57.50
2	8		12	2	1		1	3			2	36.25
3					12	3	4		2	1		27.50
4							24	8	5	1		47.50
5									43	5	1	61.25
6	1										49	70.00
0 6 12 18 24 hr												
時 間												

図92 B化時刻にたいする光周期(12L:12D)と温度周期(21:19°C, 各12時間)の組み合わせの影響. 1処理80卵.

21°C: 21°C. 19°C: 19°C. 他は図84を参照.



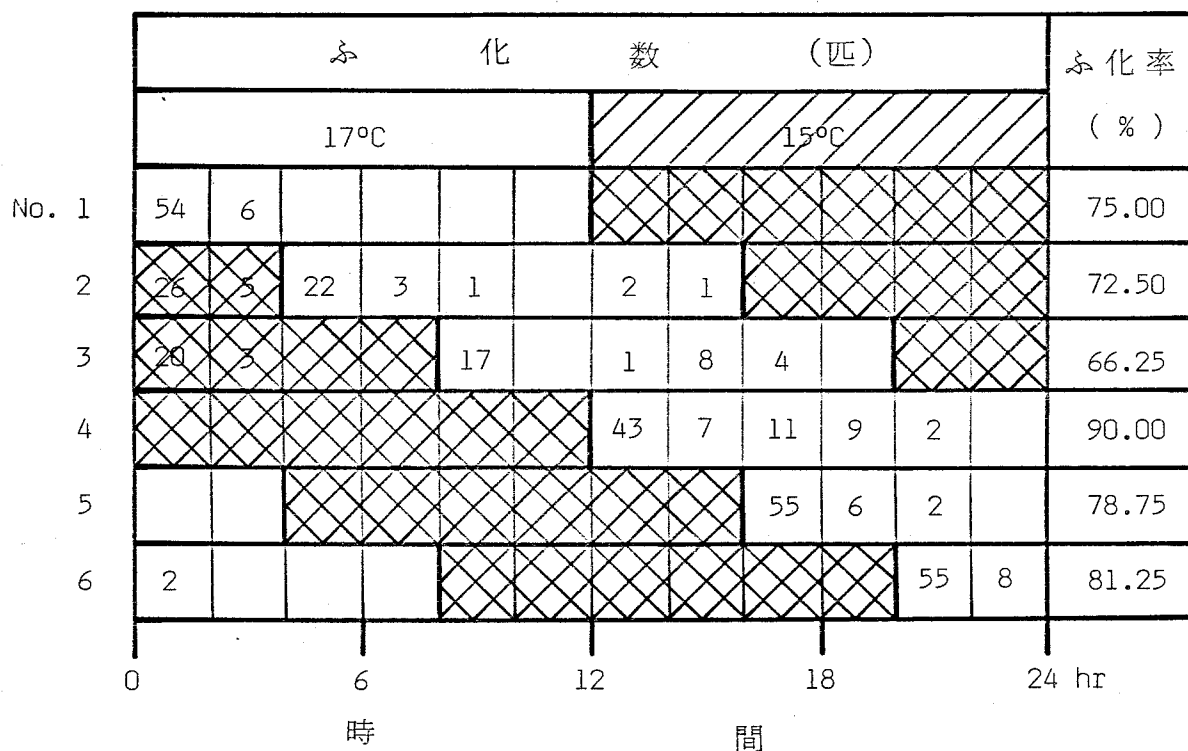


図93 ふ化時刻にたいする光周期(12L:12D)と温度周期(17:15°C, 各12時間)の組み合わせの影響。1処理80卵。

17°C: 17°C. 他は図84を参照。

実験には、光周期 12L:12D、温度周期 25:15℃、それぞれ12時間を用いた。

まず温度周期と光周期をいろいろな位相で組み合わせた条件を10数日与えた後、光周期条件のみを除いてDDにした。光周期の存在下では、温度周期との交互作用に応じて処理間に変化時刻の差はあったが、光周期を除去すると、翌日から直ちに温度上昇前後に変化のピークが移った(図94)。これは、DD、(25℃)12時間／(15℃)12時間での変化のパターンとまったく同じである。

LLに移した場合にも、温度周期にたいする同調がみられたが、除去前の光周期と温度周期の位相関係によって、変化のタイミングにやや差異があるようにみえた(図95)。しかし、変化数が少ないので、明瞭な傾向を指摘することはできなかった。

温度周期と光周期のいろいろな組み合わせから、温度周期のみを消した場合にも、すぐにL-on後2時間以内に変化が集中した(図96、

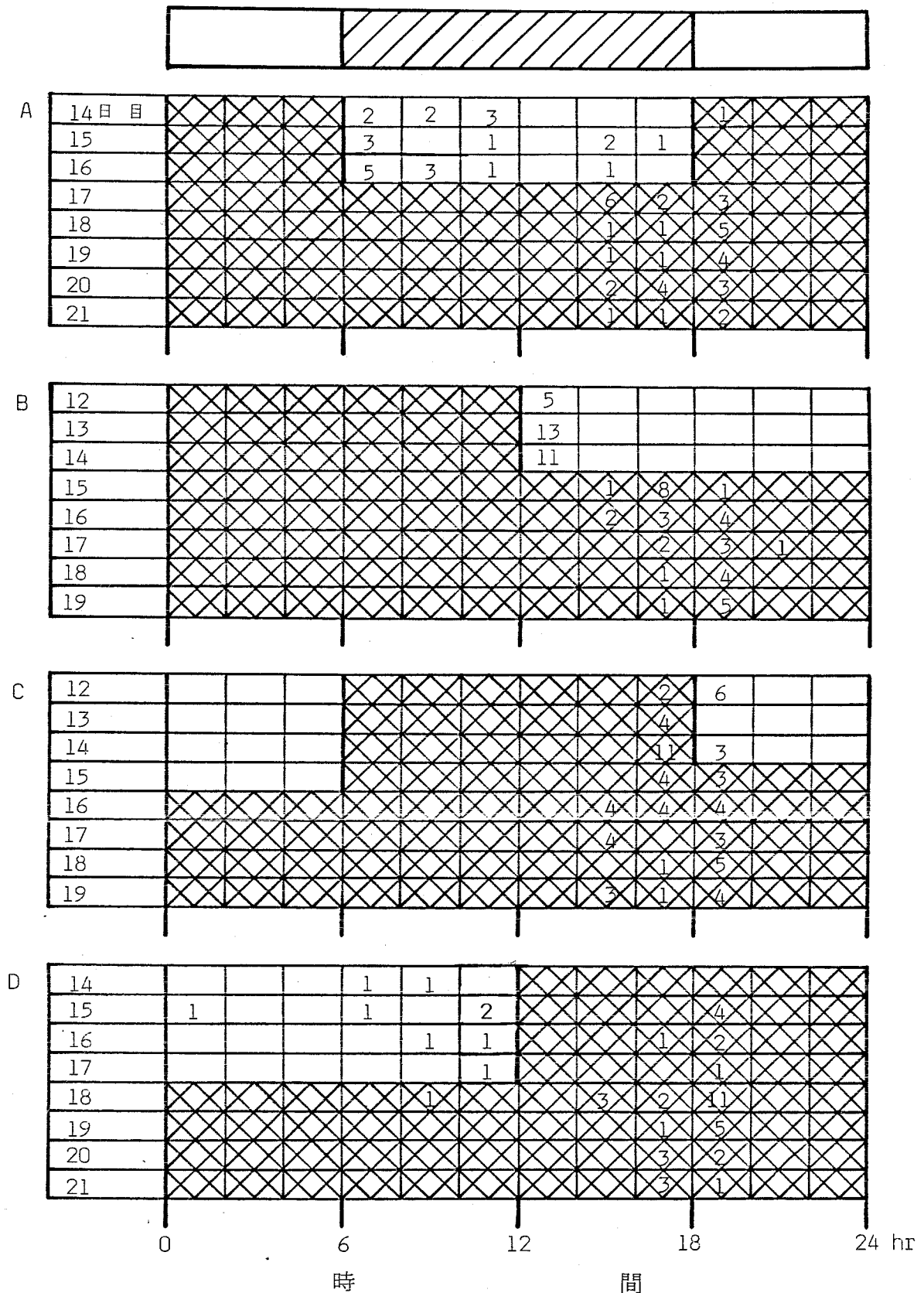


図94 光周期(12L:12D)と温度周期(25:15℃,各12時間)を組み合わせた条件下、光周期をDDに移した場合の不化ハダニ。1処理100卵。

□:温度周期(25:15℃)。□:明期。■:暗期。

日数は実験開始後を表す。図中の数字は不化数。

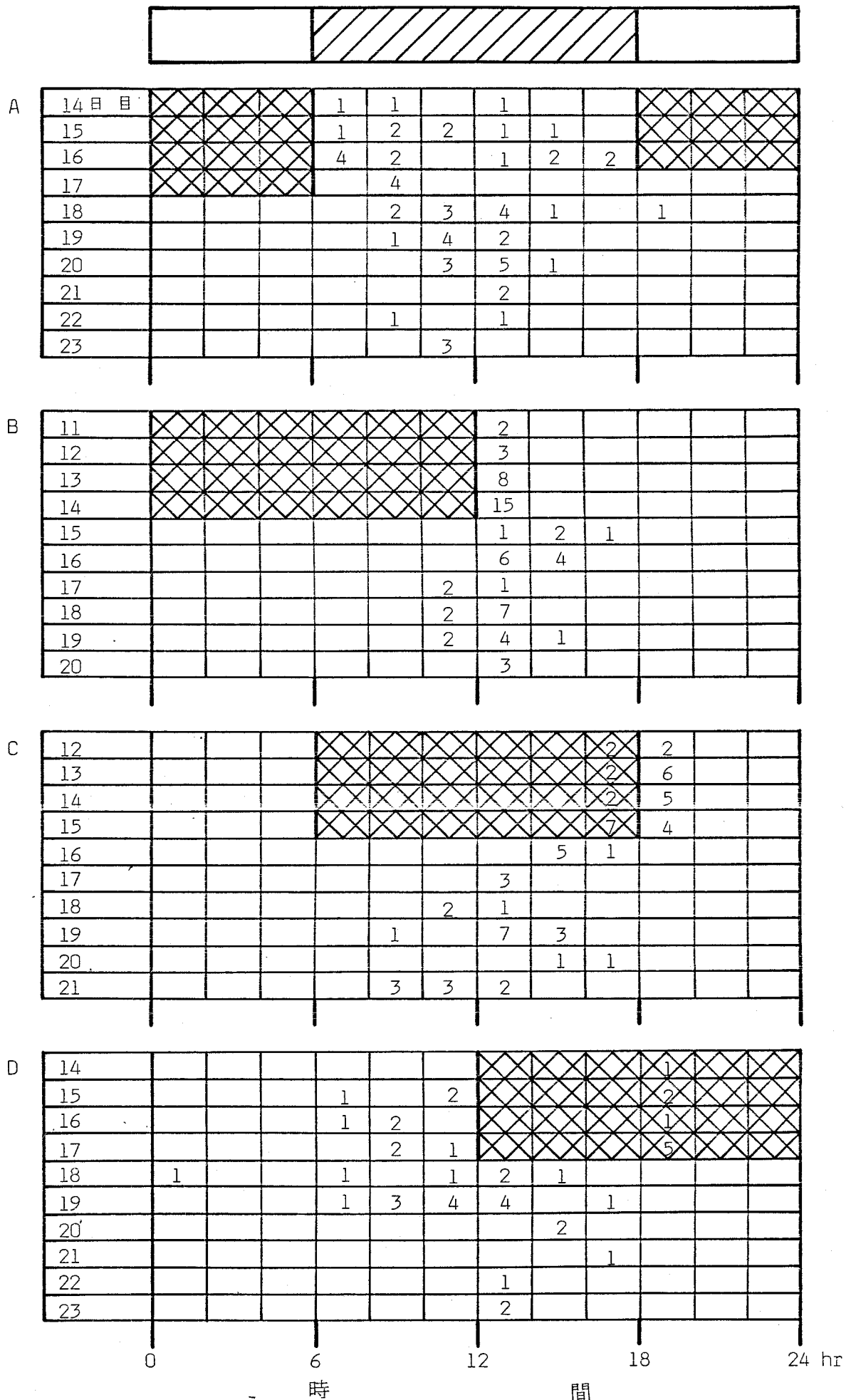


図95 光周期(12L:12D)と温度周期(25:15℃,各12時間)を組み合わせた条件から、光周期をLLに移した場合の孵化パターン。1処理100卵。記号の説明は図94を参照。

97)。

光と温度の2重周期から温度周期を消した場合と光周期を消した場合の効果をくらべると、残存周期にたいする同調のしかたに少し差がある。前の処理ではすぐに光周期に同調した。後の処理でも温度周期に同調するのだが、その精度は低く、迅速に同調しなかった。このことは、光信号と温度信号とで測時反応にたいする働らきやふ化行動の解発にたいする作用が異なることを示唆している。

以上の実験とは逆に、最初のサイクルは温度周期のみを与えておき、途中から光周期をいろいろな位相で重ねるとどうなるだろうか。

まず DD で温度周期を与え、後に光周期を入れた場合からみよう。低温相と明期が一致する処理では、明期の全般にわたってふ化した(図98-A)。低温相中に L-on がくる処理では、ふ化ピークはすぐに L-on 後2時間以内に移った(図98-B)。高温相と明期が一致する処理では、温度上昇(=L-on)前後のふ

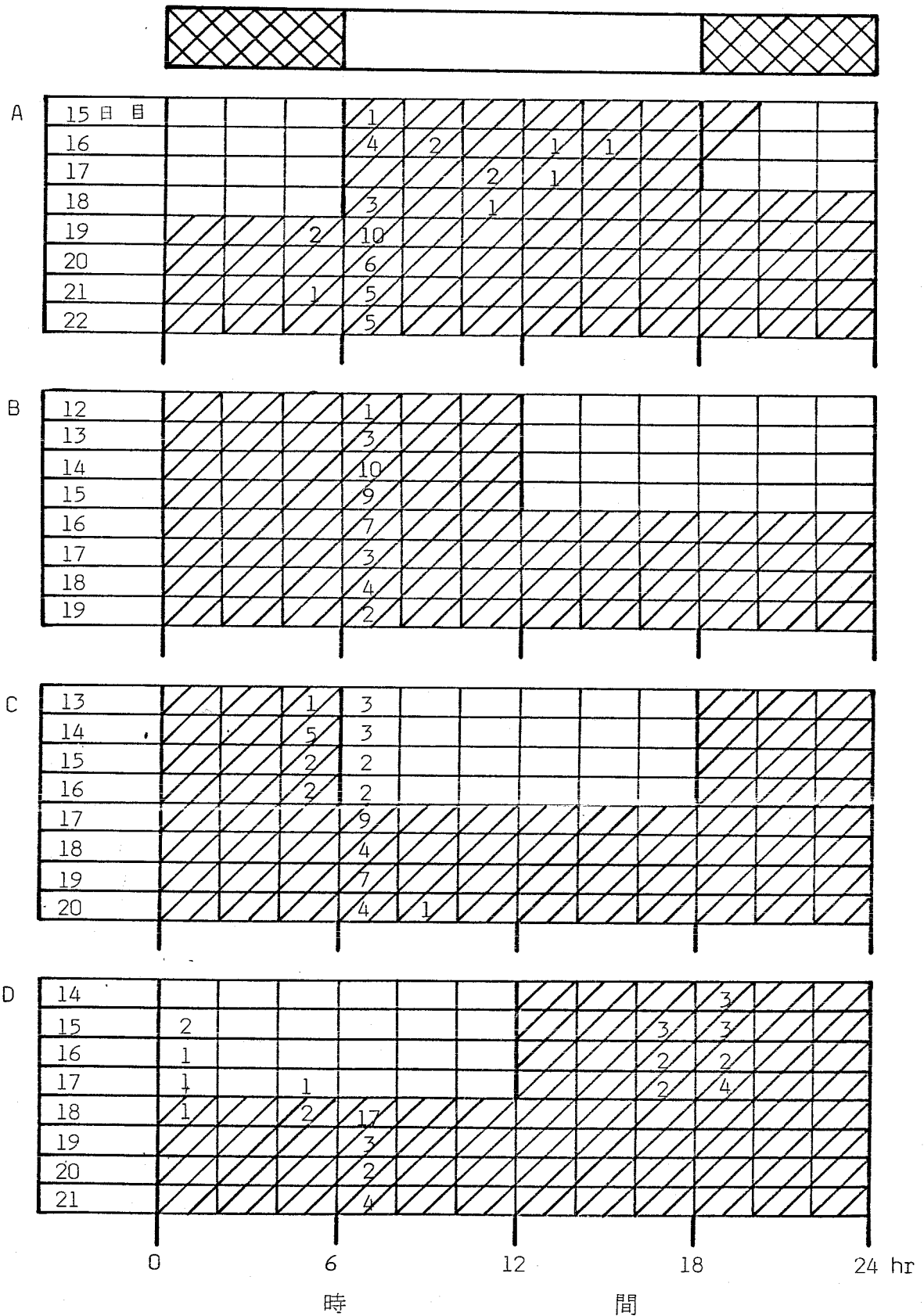


図96 光周期 (12L:12D) と温度周期 (25:15°C, 各12時間) を組み合わせた条件から、温度周期を15°C恒温に移した場合の孵化パターン。1処理100卵。

$\square$  (cross-hatched) : 明暗周期 (12L:12D).  $\square$  (white) : 25°C.  $\square$  (diagonal lines) : 15°C. 他は図94を参照。







化がそのまま存続した(図98-C)。高温相中に L-on がくる処理では、低温相中の明期中および温度上昇後2時間以内にふ化がみられたが、最初の2周期には、明期のふ化はみられなかった(図98-D)。

LL で温度周期を与えておき、後に 12L:12D を挿入した場合には、低温相と明期が一致する処理では、最初の3日間は L-on 後2時間以内にふ化が限定され、その後少数であるが、明期中にはばらついてふ化した(図99-A)。その他の処理では、光周期の導入にともなうて、ただちに温度周期との位相差に応じたふ化のタイミングがみられた(図99-B, C, D)。

次に、25℃または15℃恒温であらかじめ 12L:12D の光周期を与えておき、後にいろいろな位相で温度周期を組み合わせた。

25℃恒温から温度周期に移行した場合を図100に示す。どの処理でも、温度周期の付加にたいしてすぐに反応した。2つの周期の位相

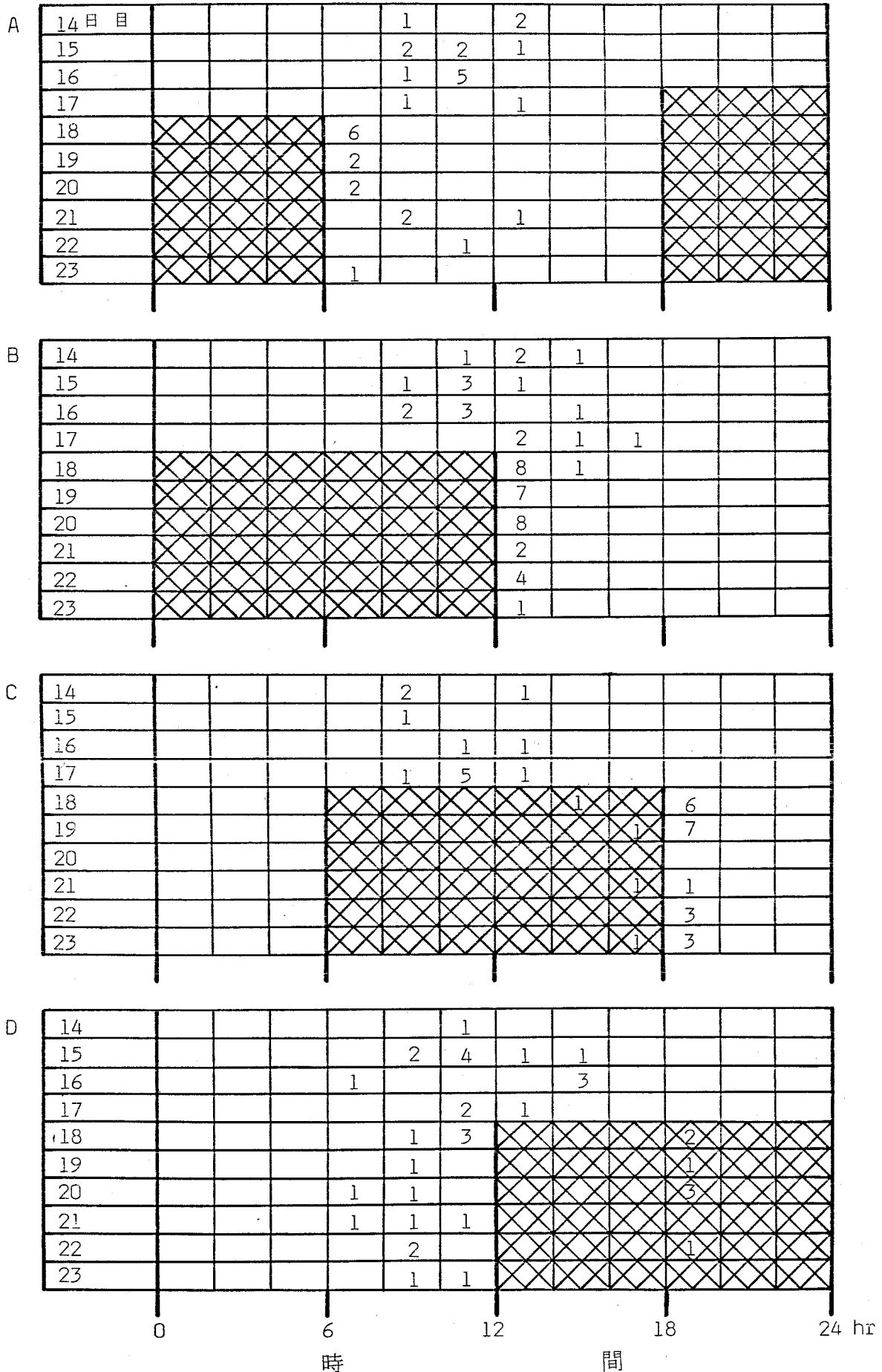


図94 LLで温度周期(25:15℃,各12時間)の途中から光周期(12L:12D)を組み合わせた場合のライクパターン。1処理100卵。記号の説明は図94を参照。

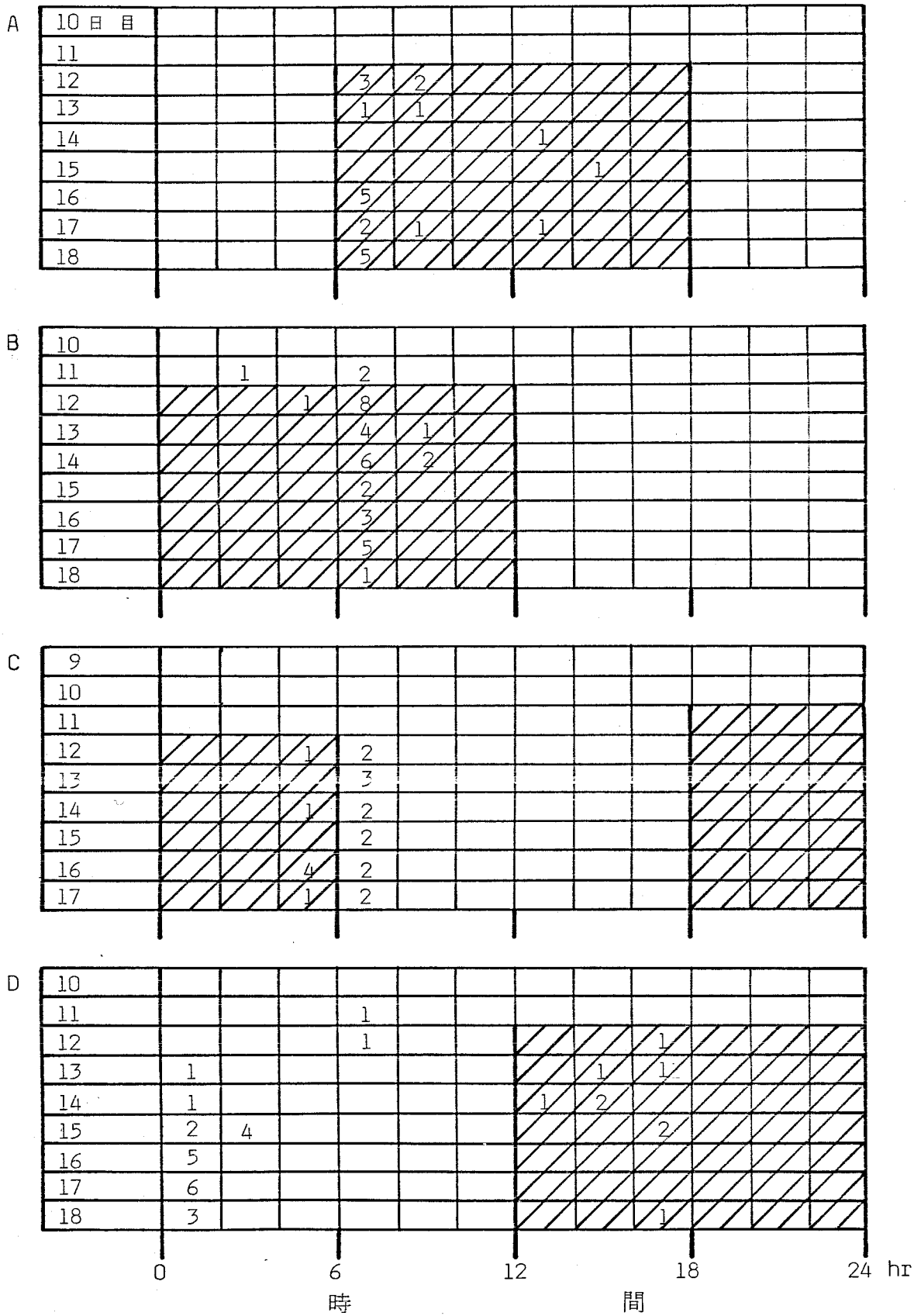


図100 25℃で光周期 (12L:12D) の途中から温度周期 (25:15℃, 各12時間) を組み合わせた場合のふ化パターン. 1処理100卵.  
記号の説明は図94. 96を参照.

差に応じたふ化のタイミングの様子は、はじめからその条件におかれた場合とほぼ同じであった。

15℃恒温から温度周期に移行した場合を図101に示す。この場合も、温度周期にたいする反応は、ほぼ遅滞なく行われた。

このように、あらかじめ単一周期を与えておいた卵に、光周期または温度周期を加えた場合、多くの処理においてすぐに新しい条件に同調してふ化した。ふ化パターンの安定までに移行状態を経過するのではないかと考えられる事例もあったが、ふ化個体が少ないため確定できなかった。

温度周期と光周期をいろいろな位相で組み合わせ、実験開始後10数日目に位相関係を180度変えて、同調の状態を観察した。

暗期の延長によって180度の位相転換をした場合を図102に示した。位相の転換時に暗条件が24時間連続するから、これによって当然ふ化の時間が影響をうける。そのために、

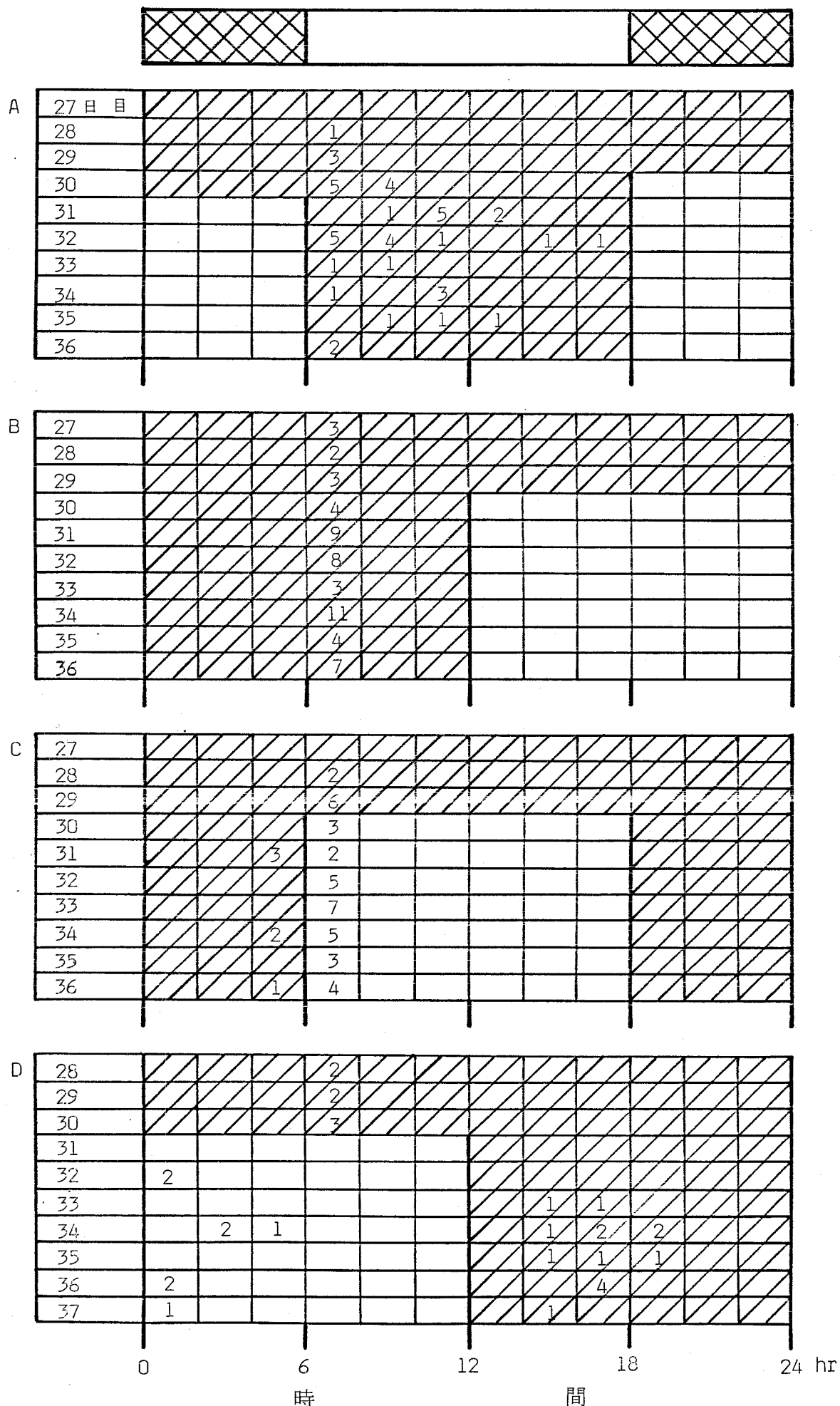


図 10 15°Cで光周期(12L:12D)の途中から温度周期(25:15°C, 各12時間)を組み合わせた場合の成化パターン。1羽産100卵。 208 記号説明は図94, 96を参照。

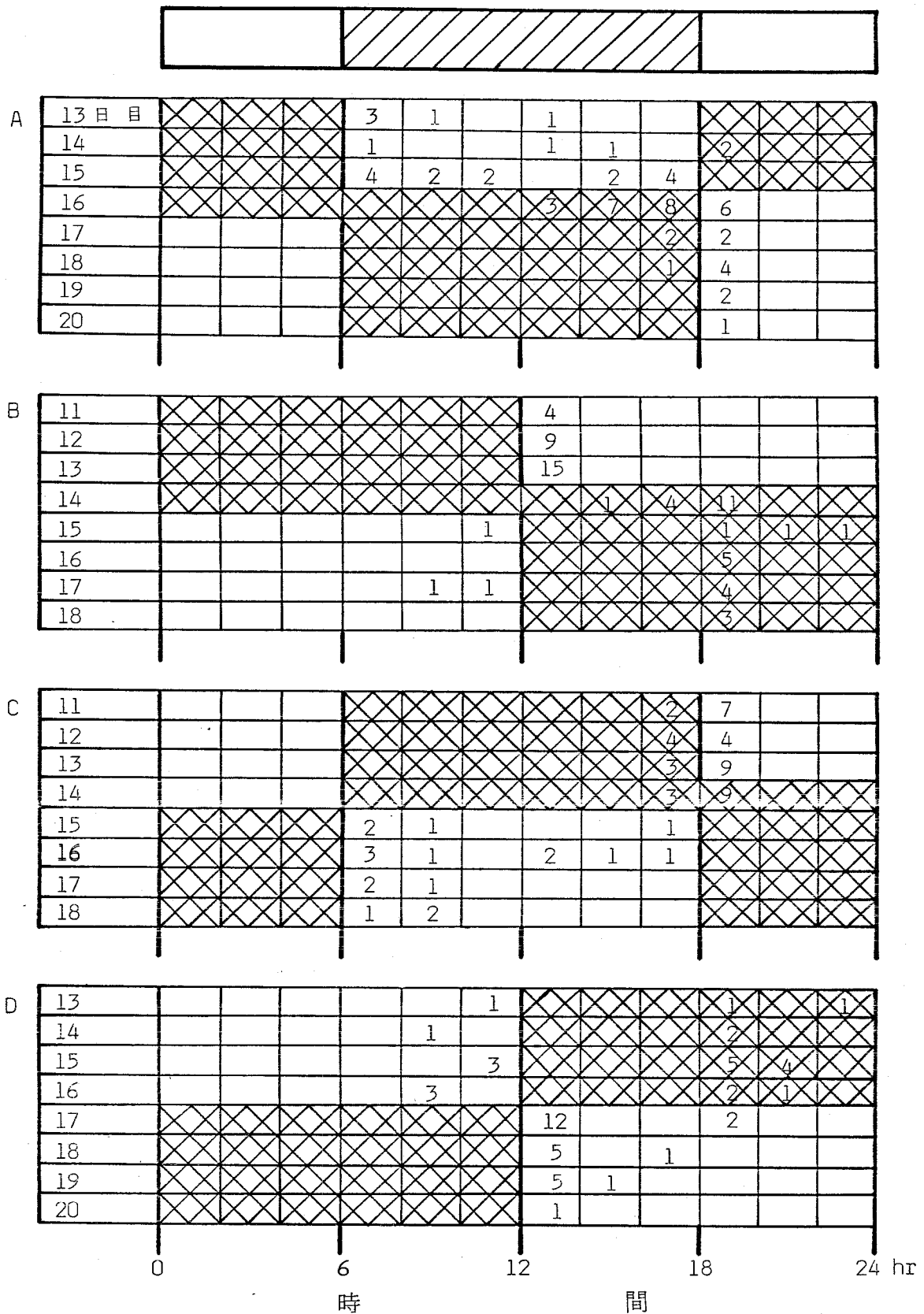


図102 光周期(12L:12D)と温度周期(25:15℃,各12時間)を組み合わせた条件下、光周期を途中で180度逆転(暗期の延長)させた場合の反応パターン。1処理100卵。記号の説明は図94を参照。

もし位相転換にともなうふ化タイミングの移行状態が存在したとしても、その判定は非常に困難となる。位相転換2日目以降は、ほぼふ化タイミングの転換も完成しているように思われる。

明期の延長によって位相をずらせた場合にも、本質的には上述の結果と同じ傾向がうかがえる（図 103）。

温度周期の位相を 180 度変えた処理の結果を図 104, 105 に示した。低温相と高温相のいずれを延長して位相を変えても、すぐに新しい条件にたいして同調した。

以上のように、2つの環境周期の位相転換の実験から、転換前の周期の効果が持ちこられるという内因リズムの特性を証明できなかった。

### 6.2.3 周期と単一信号の組み合わせ

すでに述べたように、明暗信号と温度変化

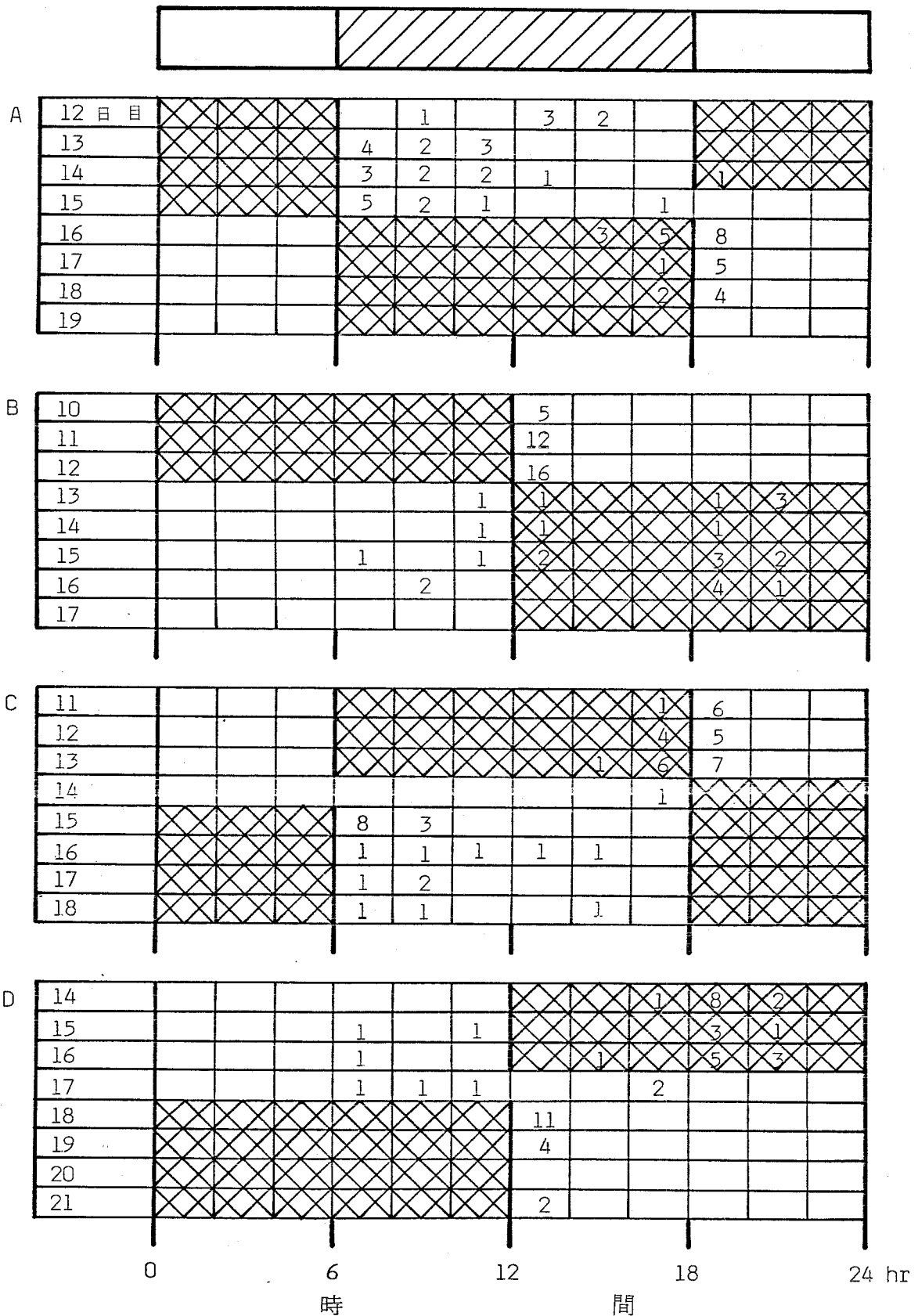


図103 光周期(12L:12D)と温度周期(25:15℃, 各12時間)を組み合わせた条件で、光周期を途中で180度逆転(明期の延長)させた場合のふ化パターン。1処理100卵。記号の説明は図94を参照。



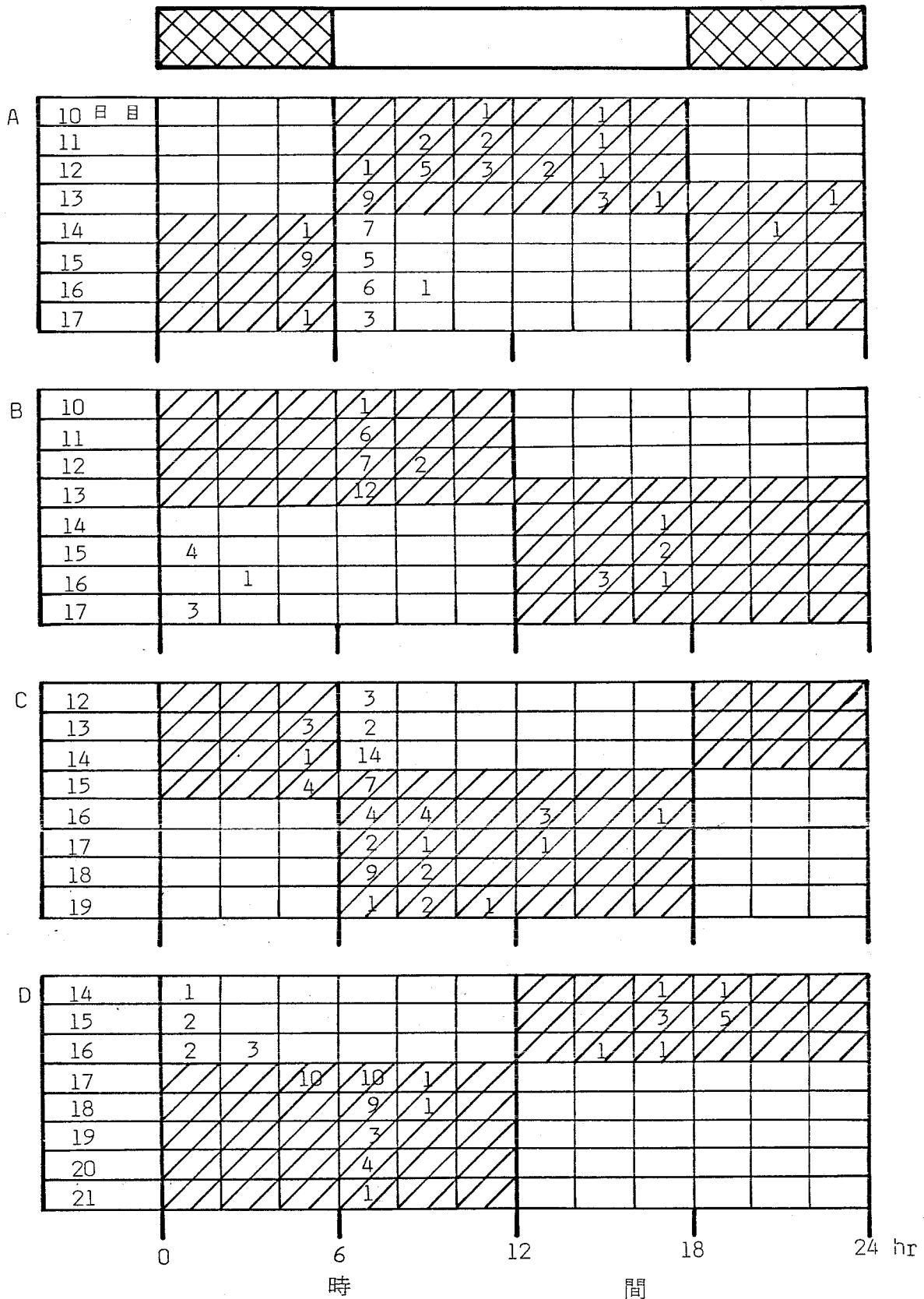


図104 光周期 (12L:12D) と温度周期 (25:15℃, 各12時間) を組み合わせた条件下で温度周期を180度逆転 (低温相の延長) させた場合のバイレパターン。  
1 処理100卵。記号の説明は図94, 96を参照。

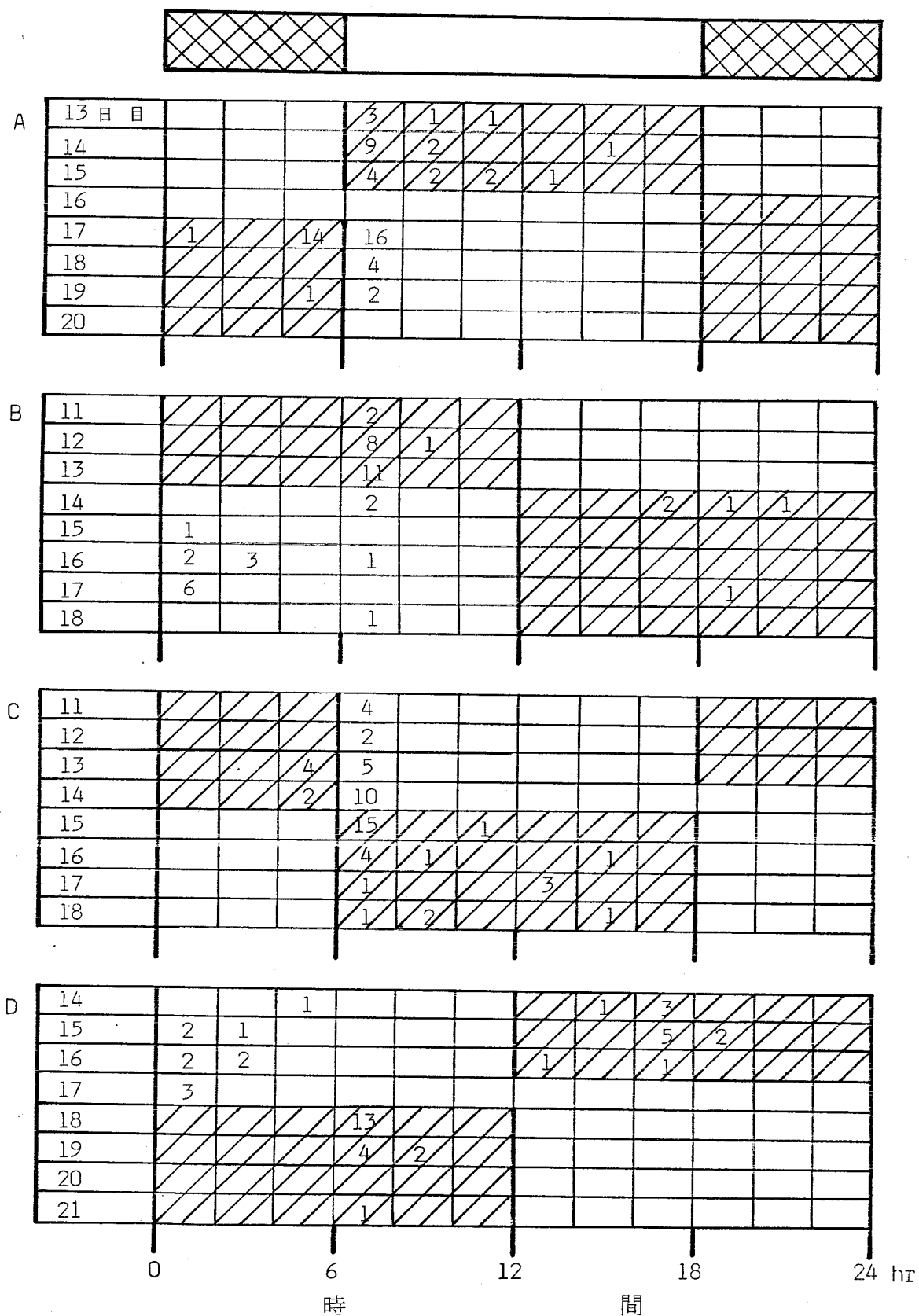


図105 光周期(12L:12D)と温度周期(25:15℃, 各12時間)を組み合わせた条件下で温度周期を途中で180度逆転(高温相の延長)させた場合の孵化パターン。  
1処理100卵。記号の説明は図94, 96を参照。

信号の影響は、測時過程の進行中に変化する。この点をさらに追求するため、明期または暗期中の温度上昇や温度低下信号の影響、低温相または高温相中の L-on や L-off 信号の影響について調べた。

まず LL または DD で温度周期 (25:15°C, 各12時間) を与えておき、温度周期のいろいろな位相で光条件を LL から DD に、または DD から LL に移行する処理をした。DD 条件下でのふ化は温度上昇前後、LL 条件下では温度低下後6時間前後にみられる (図106-A-a, B-a)。温度低下と同時にまたは温度低下後4時間目に光条件を LL から DD に移行すると、その後のふ化は温度上昇前後になる (図106-A-b, c, B-d, e)。温度低下後4時間目での LL から DD への移行の処理において、DD への移行の前にふ化個体が出現した場合でも、温度上昇後にふ化がみられた (図106-B-e)。温度低下後8時間目の移行では、温度低下後6時間頃のふ化

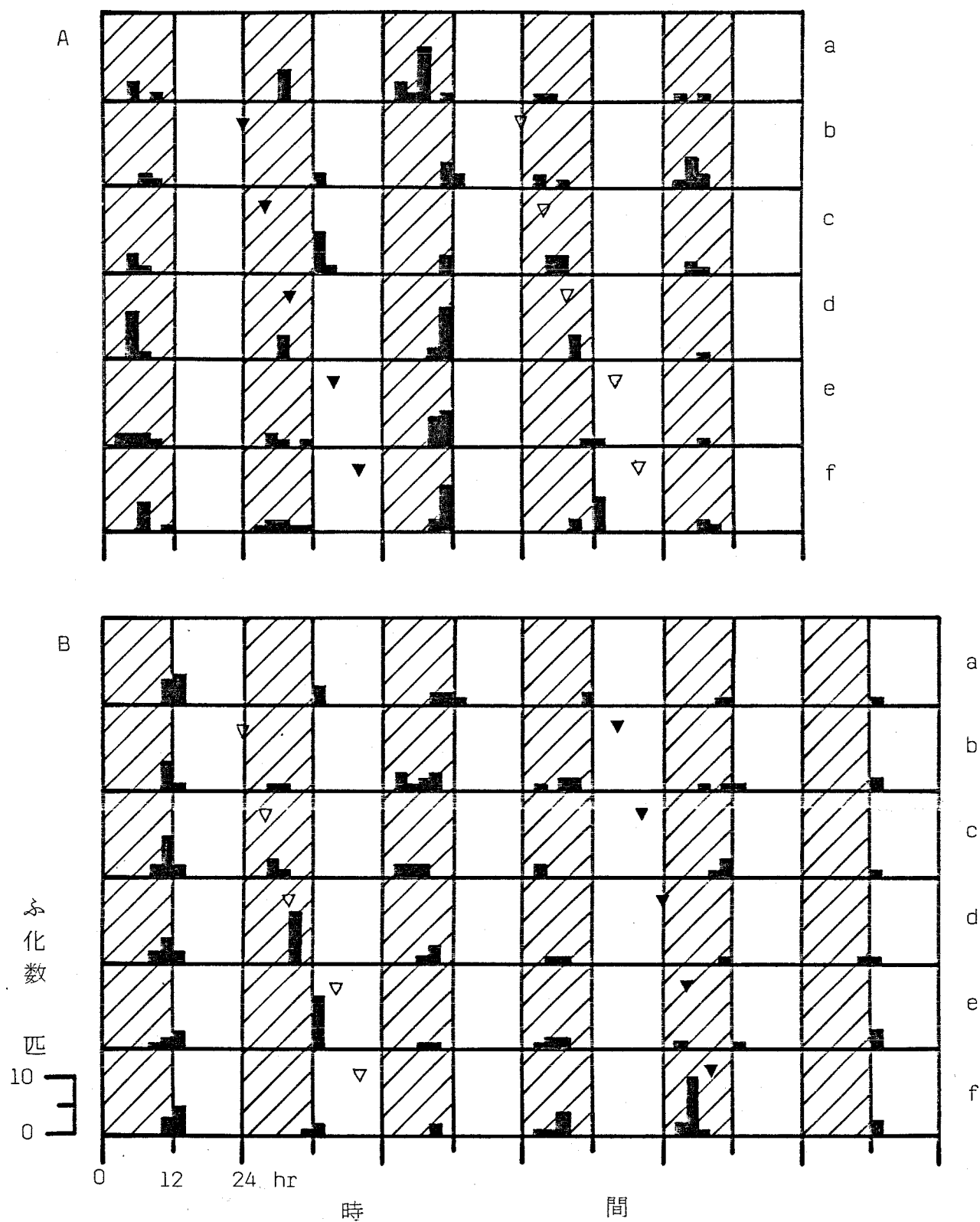


図106 温度周期 (25:15°C, 各12時間) のいろいろな位相でのL-on, L-off単一信号のふ化時刻に及ぼす影響。  
1 処理 100 卵。  
□: 25°C. ▨: 15°C. ▽: DD→LL. ▼: LL→DD.

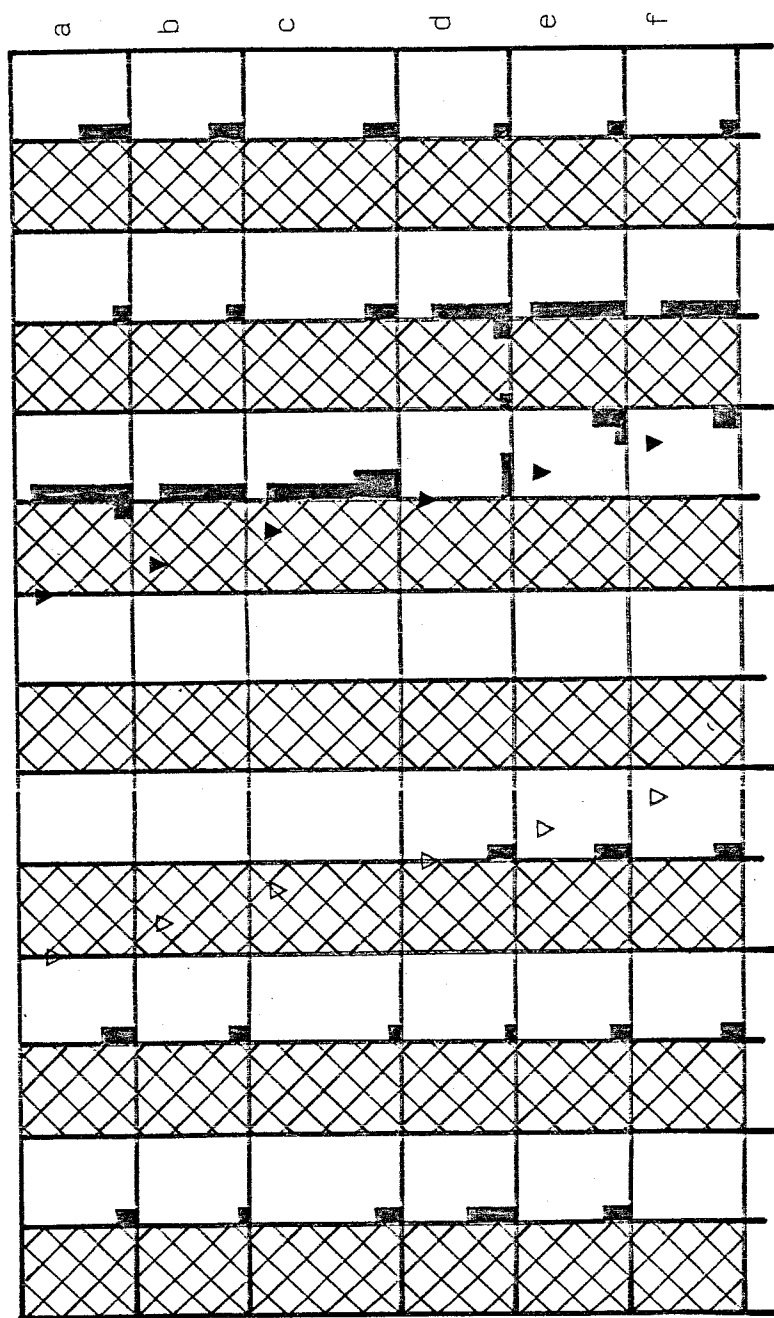
のピークの後は DD に移されたのだが、移行後の最初の温度上昇ではふ化しなかった（図 106-A-d, B-f）。高温相中に LL から DD に移すと、その後の最初の温度上昇の前後にふ化のピークがみられる（図 106-A-e, f, B-b, C）。

DD から LL への移行にはどのように反応するのであろうか。温度低下と同時に L-on を与えると、その直後にふ化はみられず、約 6 時間後にふ化した（図 106-A-b, B-b）。温度低下後 4 または 8 時間目の L-on では、その後 2 時間以内にふ化が集中し、次のふ化は、その次の温度低下後 6 時間頃にみられた（図 106-A-c, d, B-c, d）。高温相中の L-on では、その時点でふ化はなく、温度低下後 6 時間前後にふ化のピークがみられた（図 106-A-e, f, B-e, f）。

25℃ または 15℃ 恒温で光周期 12L:12D を与えておき、明期または暗期のいろいろな位相で温度条件を 15℃ から 25℃ へ（温度上昇）、ま

たは 25℃ から 15℃ へ (温度低下) 変える処理をした。25℃ 恒温ではほとんど不化しないうが (図 107-B-a), 12L:12D の下では少数ながら L-on 前後に不化する場合があった (図 107-B-b, d)。15℃、12L:12D の下では L-on 後 2 時間以内に不化のピークがみられた (図 107-A)。12L:12D の下で 15℃ から 25℃ に移した場合、それが L-on と一致する処理では少数ながら温度上昇 (= L-on) 後 2 時間以内に不化した (図 107-A-d, B-d)。それ以外の処理では温度上昇にともなう不化はみられず、次の L-on にもほとんど不化しなかった (図 107-A-a, b, c, e, f, B-a, b, c, e, f)。

12L:12D の下で、明暗周期のいろいろな位相点に温度を 25℃ から 15℃ に下げると、それが L-off と同時または暗期中であれば、その後の L-on から 2 時間以内に不化のピークがみられた (図 107-A-a, b, c, B-a, b, c)。L-on と温度低下が重なると、すぐに不



A

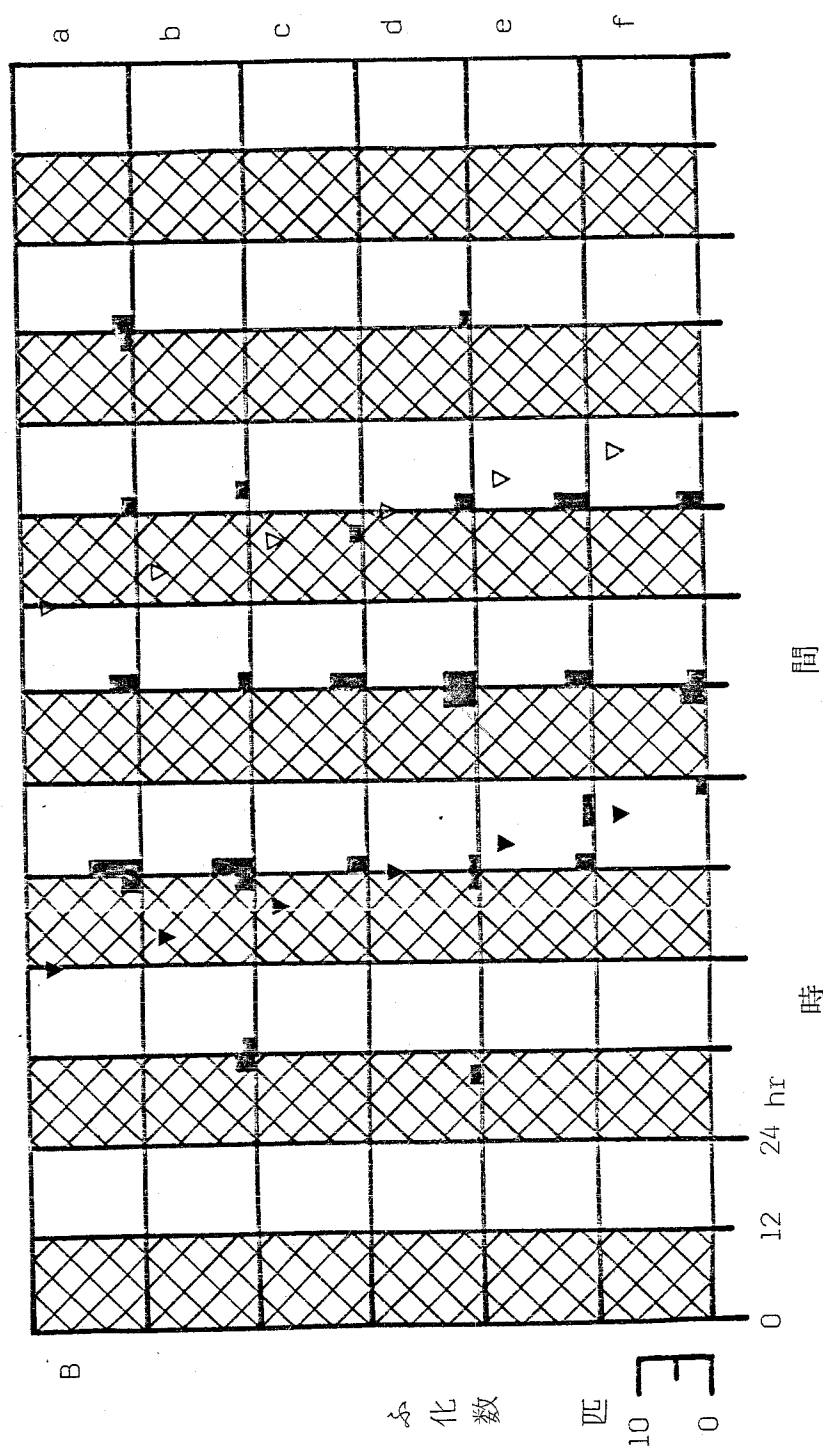


図 107 光周期 (12L:12D) のいろいろな相での温度上昇・温度低下半一信号の  
 孵化時刻に及ぼす影響。1 処理 100 卵。  
 □: 明期. XXXX: 暗期. ▽: 15°C → 25°C. ▼: 25°C → 15°C.



化するが、個体数は非常に少い（図107-A-d, B-d）。L-on後4または8時間目の温度低下では、それから2~6時間後にふ化個体が現われたが、暗期への移行によってふ化が抑制され、次のL-on後2時間以内にピークがみられた（図107-A-e, f, B-e, f）。

以上のように、光または温度の信号が温度や光の周期のどの位相点に与えられるかによって反応が異なった。すなわち、温度周期または光周期があると、時刻信号にたいする反応が経時的に変化するのである。このことから、次の3点が示唆される。（1）温度の信号によって始動した測時反応にたいして、

L-onは低温相中の温度上昇と同様の効果を持つ。（2）温度上昇信号は暗相ではふ化を解発しないから、その作用はL-onとは異なる。

（3）温度低下によって始動する測時反応の進行中にL-offが与えられると、ふ化が抑制される。

#### 6.2.4 2つの単一信号の組み合わせ

光の信号すなわち L-on、L-off と、温度の信号すなわち温度上昇、温度低下をいろいろな間隔で組み合わせ、ふ化時刻にたいする影響を調べ、測時反応の過程について考察した。高温は  $25^{\circ}\text{C}$ 、低温は  $15^{\circ}\text{C}$  とした。

まず温度低下と L-on 信号の組み合わせをみよう。温度低下前に L-on を与えると、それから2時間以内に少数がふ化したのみであった(図 108-A ~ D)。そして、L-on から温度低下までの時間にかかわらず、温度低下後6時間頃にピークがみられた。これは、LL で温度低下信号を与えた結果(図 53)と同様である。温度低下が L-on と一致すると、そのすぐ後にふ化するが、集中度は低かった(図 108-E)。L-on が温度低下後になると、その後2時間以内にふ化が集中した(図 108-F ~ K)。しかし、集中度は温度低下後2時間目の L-on では低く、4時間目以後になると高くなった。

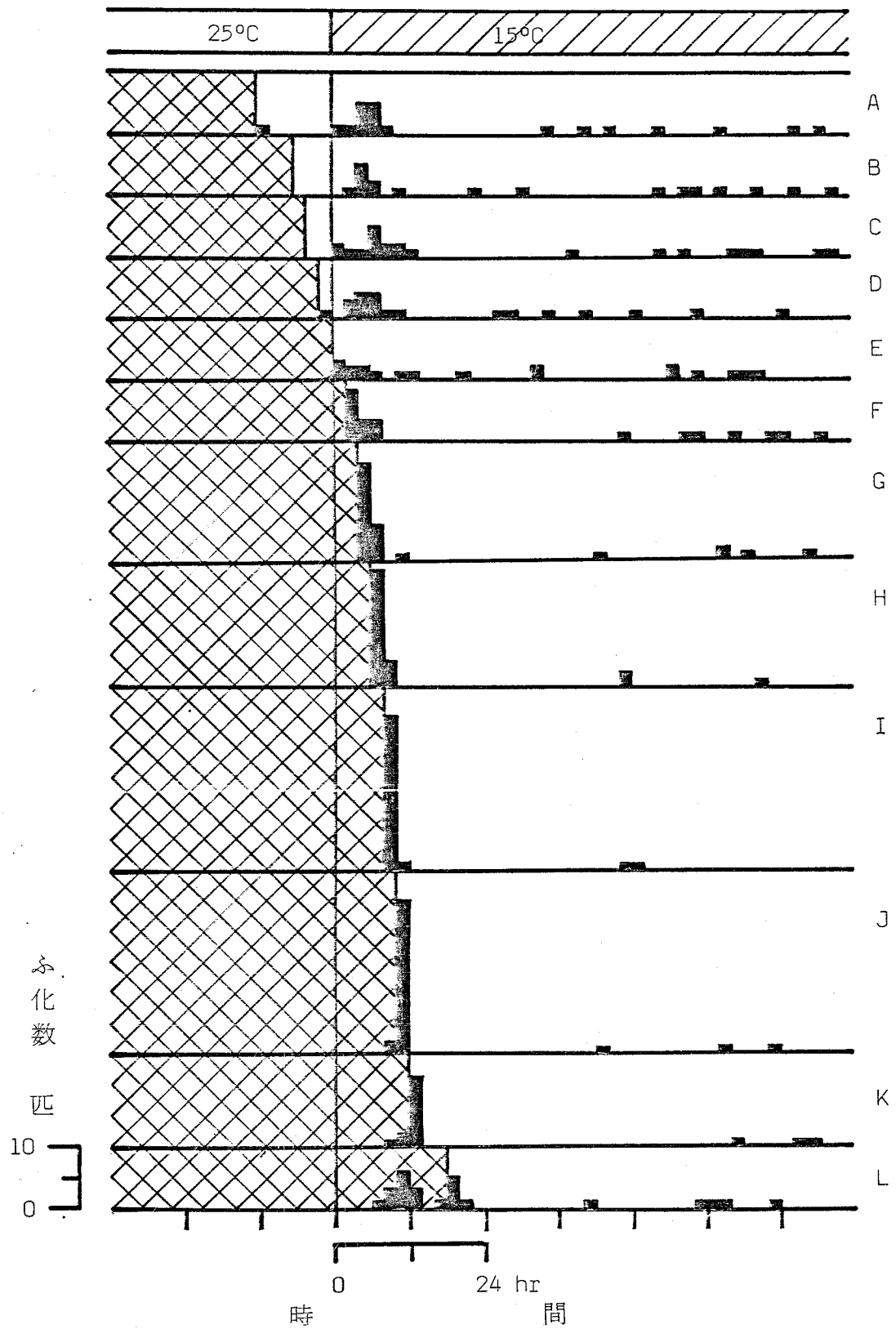


図108 孵化時刻にたいする温度低下とL-onの2つの単一信号の組み合わせの影響。1処理100卵。  
 25°C: 25°C, 15°C: 15°C. □: 明期. ▨: 暗期.

温度低下後18時間目に L-on が与えられると、温度低下後10～12時間目および L-on 後2時間以内の 2つのふ化ピークがみられた(図108-L)。

このことから、測時反応中に温度上昇信号の影響が変化するように、L-on 信号の影響もある程度まで経時的に変化すると考えられる。温度低下信号によって始動する測時反応にたいして、L-on と温度上昇は程度の差はあるが同様の働きをするのであろう。また L-on と温度低下信号が一致したとき、ふ化のタイミングが明確さを欠くのは、L-on によるふ化行動の直接の解発と温度低下による測時反応の始動という2つの異なる効果が相殺しあった結果ではないだろうか。

次は温度低下と L-off 信号の組み合わせである。温度低下前に L-off が与えられると、その10～12時間後にふ化する場合があるが(図109-B)、それは例外的であった。多くの場合、温度低下後にふ化のピークがみられた。その

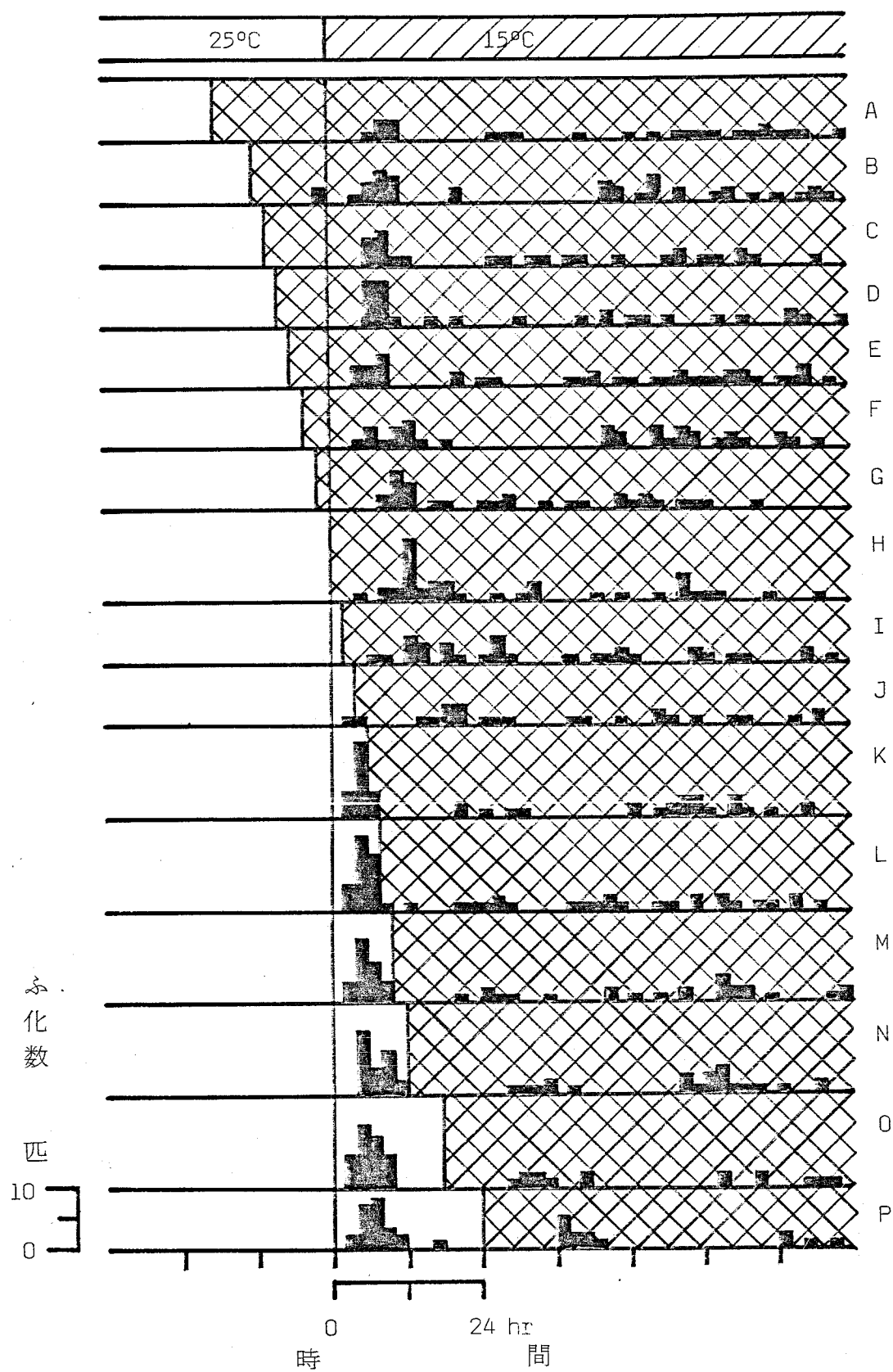


図109 孵化時刻にたいする温度低下とL-offの2つの単一信号の  
 組み合わせの影響。1処理100卵。  
 記号の説明は図108を参照。

時刻は L-off と温度低下信号の間隔によってやや異なっている。間隔が 6～8 時間の範囲内では、ほぼ温度低下後 8～10 時間頃にピークがみられた (図 109-A～D)。6 時間ではやや早く、温度低下後 6～8 時間であった (図 109-E)。間隔が 4 時間になると、変化は温度低下後 4～20 時間にばらついた (図 109-F)。両信号がさらに接近して 2 時間差あるいは 0 時間 (同時) になると、L-off から 12～14 時間 (温度低下から前者は 10～12 時間、後者は 12～14 時間) に変化が多くなった (図 109-G, H)。L-off が温度低下後になると、2 つの信号の間隔が 2～4 時間の処理では、変化のピークがはっきりしない (図 109-I, J)。6 時間以上になると、温度低下後 6 時間前後に変化が集中した (図 109-K～P)。

これらのことから、25℃ 中ではほとんど変化しないが、L-off 信号が与えられると、それによって測時反応は始動すると考えられる。L-off と温度低下の間隔が 6 時間より長くと、

温度低下信号によって測時反応は再設定されると考えられる。しかし、L-off後6時間以内またはL-offと同時に温度低下のくる場合、L-off始動の測時反応が支配的となり、この反応にたいする温度低下信号の影響が6時間目を境として変化すると思われる。温度低下後にL-offがあると、温度低下で始動した測時反応によってふ化した後、再びL-offによって始動する測時反応によってふ化する。しかし、温度低下後2時間以内にL-offが与えられると、はっきりしたふ化のピークはみられなかった。また4時間目にL-offが与えられると、温度低下による測時反応によって一部はふ化するが、暗期への移行によってふ化は抑制され、測時反応が再設定される。このことは、温度低下信号によって始動する測時反応にたいするL-off信号の影響が経時的に変化することを示唆している。

次に温度上昇とL-onを組み合わせた場合をみよう。15℃でL-onがあると、その後2時間

以内にふ化が集中した(図110-A~F)。その後温度上昇があると、先のL-onと温度上昇信号の間隔が24時間の場合のみにそれにたいする反応がみられ、それ以下の間隔では観察されなかった。L-onと温度上昇が重なると、その後2時間以内にふ化が集中した(図110-G)。L-onが温度上昇後になる処理では、温度上昇後2時間以内にふ化が集中した(図110-H~O)。そして、L-on後のふ化は、温度上昇とL-onの間隔が18時間以上にならないとみられなかった。つまり、L-onまたは温度上昇から一定時間を経過しないと、他の信号によるふ化行動の解発はない。これは、L-onまたは温度上昇によって始動する測時反応の存在を示唆している。

温度上昇とL-offの組み合わせではどうだろうか。温度上昇前にL-offが与えられ、両者の間隔が18時間より長いとL-off後14時間頃にふ化のピークがみられた(図111-A, B)。間隔が6~12時間では、ふ化のピークは温度



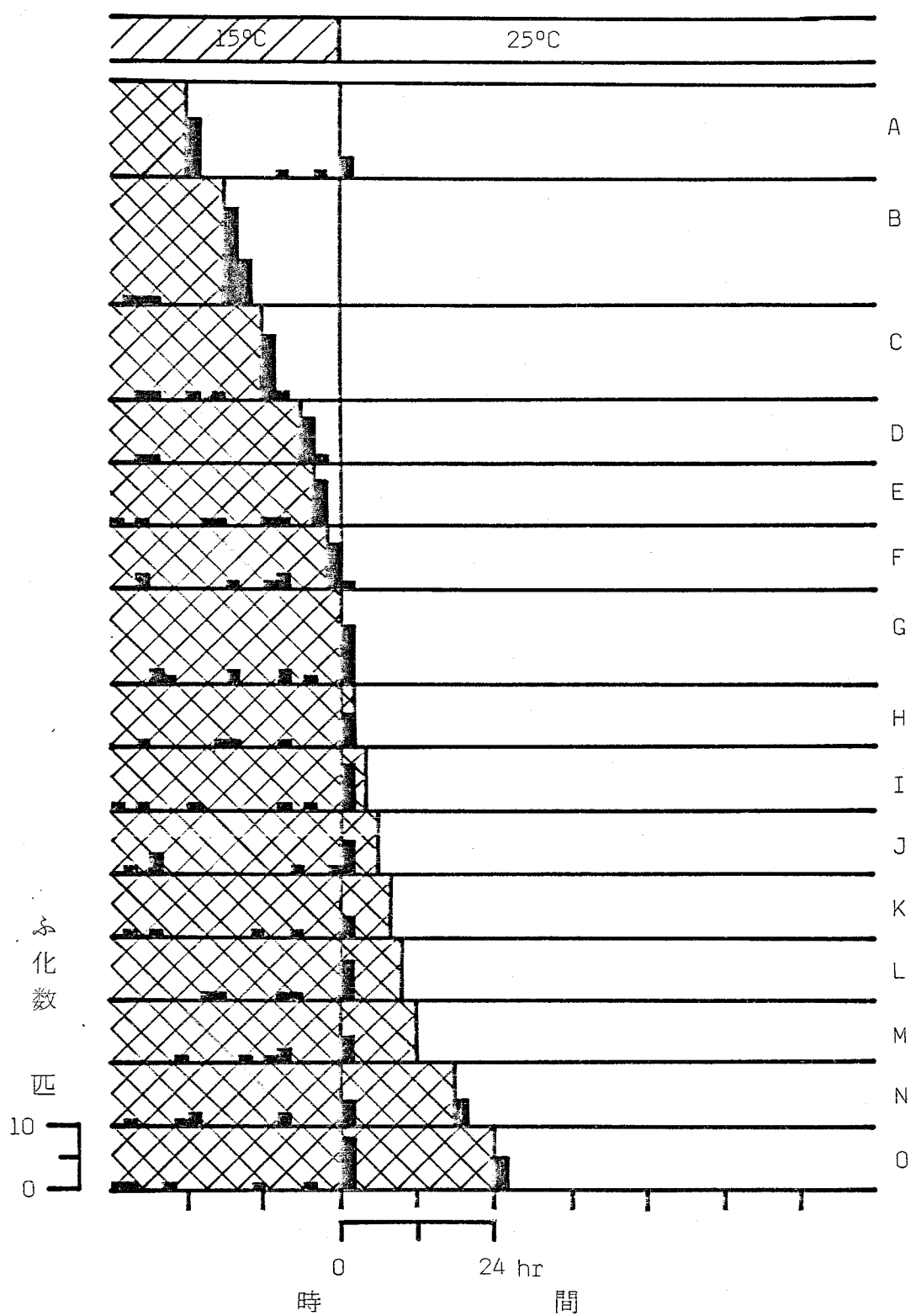


図110 ふ化時刻にたいする温度上昇とL-αの2つの単一信号の組み合わせの影響。1処理100所。記号の説明は図108を参照。

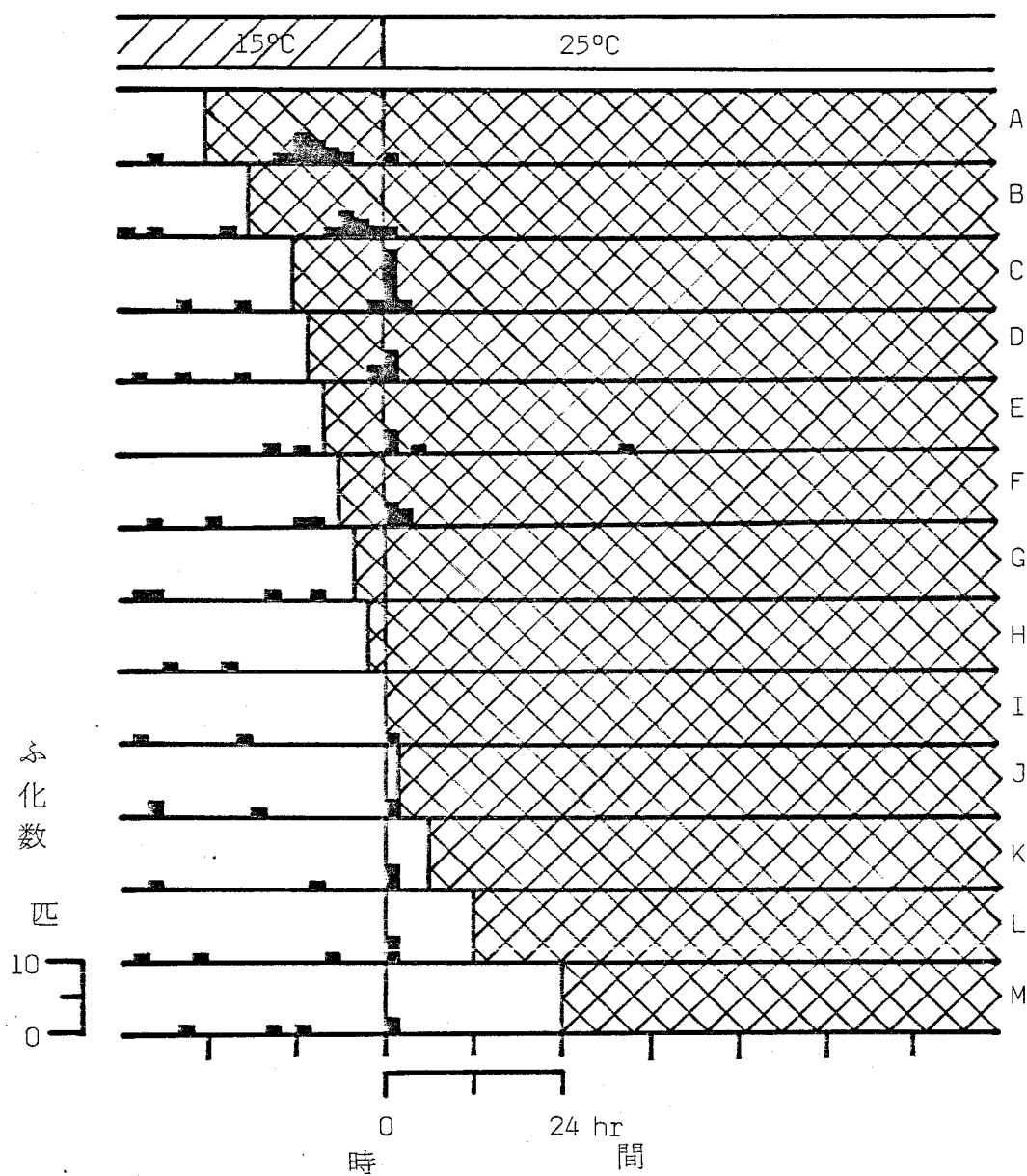


図111 孵化時刻にたいする温度上昇とL-1の2つの単一信号の組み合わせの影響。1処理100卵。  
記号の説明は図108を参照。

上昇後2時間以内になった(図III-C~F)。  
L-offと温度上昇の間隔がさらに短くなると、  
ふ化はみられなくなった(図III-G, H)。  
L-offと温度上昇が同時に与えられると、温度  
上昇(=L-off)後2時間以内に1個体だけふ  
化した(図III-I)。L-offをさらに遅らせた  
処理では、温度上昇後2時間以内にふ化した  
が、L-off後にはふ化しなかった(図III-J~  
M)。

以上の結果から、L-off信号で始動した測時  
反応にたいする温度上昇信号の影響は経時的  
に変化し、温度上昇はL-on信号と同じような  
効果を持つと考えられる。

#### 6.2.5 ふ化率

光周期または温度周期は、ヒメギスの卵の  
ふ化率に大きく影響した。それらを組み合わ  
せた場合はどうであろうか。

まず光周期 12L:12D と、温度差が2℃の高

温相と低温相のそれぞれが12時間の温度周期との組み合わせの結果をみた。25℃、12L:12Dではほとんどふ化しない(図30)。25℃:23℃の温度周期のDDでのふ化率は40%、LLでは8%であった(図35, 36)。光周期と温度周期を組み合わせると、その位相関係によってふ化率は2.5%から42.5%の間を変動した(図91)。ふ化率は、低温相中にL-onがあると高く、高温相中にL-onがあると非常に低くなった。温度周期が21℃:19℃、17℃:15℃では、ふ化率は全般的に高まったが、同様の傾向がたもたれた(図92, 93)。温度差が5℃(25℃:20℃, 20℃:15℃)(図89, 90)でも10℃(25℃:15℃)(図84)でも同様であった。

25℃と15℃がそれぞれ12時間の温度周期と、6L:18Dの光周期を組み合わせた場合には、高温相の後半および低温相の開始とL-onが重なるとふ化率は低くなった(図85)。18L:6Dとの組み合わせでは、高温相中にL-onのくる

処理でふ化率が低く、L-onが低温相中にくるとふ化率が高かった(図86)。

光周期を12L:12Dとし、温度周期を(25℃) 6時間 / (15℃) 18時間または(25℃) 18時間 / (15℃) 6時間とした場合にも、やはり高温相中にL-onのくる処理でふ化率が低くなっている(図87, 88)。

このように、高温相中にL-onがくるとふ化率が低く、低温相中にL-onがくるとふ化率が高いという一般的傾向がみられた。ふ化率の低い条件では、ふ化の集中度も低く、光と温度の信号の不調和によって反応がスムーズに進行せず、死亡する個体が多くなると考えられる。

### 6.3 考察

#### 6.3.1 光および温度の相互作用信号

ヒメギスのふ化時刻は、光の信号でも温度

の信号でも決められる。光と温度の信号を組み合わせると、そのどちらかによってふ化時刻が決まるのではなく、両者の相互作用が関与しているようである。そのありさまは、光と温度の信号の間隔によっても異なっていた。

光と温度の信号を組み合わせても、単一信号の場合とふ化パターンが同じ場合もかなりあった(図108, 109, 110, 111)。しかし、L-off後に温度低下、または温度低下後にL-offを与えた場合、両者の間隔によってふ化時刻が変化した(図109)。またL-onと温度上昇の組み合わせでも、同様の現象があった(図110)。

これは、光あるいは温度の信号によって始動した測時系の次の信号にたいする反応性が経時的に変化することを意味している。そして、L-offによって始動した測時反応の温度低下信号とL-on信号にたいする挙動の類似性、反対に温度低下によって始動した測時反応のL-on信号と温度上昇信号にたいする挙動の類似性も観察された。

光周期と温度周期を組み合わせても、もし光周期のみに依存するならば、L-on後2時間以内にふ化するはずであるし、もし温度周期のみに依存するならば、DDでは温度上昇前後、LLでは温度低下後6時間前後にふ化のピークがみられるはずである。しかし、実際にはL-onが温度上昇と同時にまたは少し遅れる処理では温度上昇前後、温度上昇前にL-onがくると、L-on後にふ化のピークがみられた。それ以外の処理では、温度上昇やL-on後あるいは低温相の明期中の2または3カ所にふ化が分散した。

光または温度の周期のいろいろな位相点に、それぞれ異種の単一信号を挿入すると、その影響はすぐに現われるが、その後には再び周期条件への依存が回復してふ化する。光または温度の周期と、それぞれ異種の周期をいろいろな位相角で重ね合わせると、その直後には単一信号の挿入と同じ反応を示すが、すぐに複合周期の相互作用の効果が現われるよう

になる。

したがって、L-on、L-off、温度上昇および温度低下信号のいずれもが測時系に影響し、それらによって始動する反応が関連しあってふ化時刻を決定すると考えられる。

### 6.3.2 明期における温度上昇および高温相における暗→明信号にたいする反応

明条件または高温条件そのものは、ふ化を抑制すると考えられる。しかし、L-onまたは温度上昇後18～20時間をすぎるとふ化する個体があり、これらの条件中においても生理状態が経時的に変化するのであろう。L-on後に温度上昇の信号を与えると、その間隔が18時間以下の場合には温度上昇後のふ化はみられなかったが、24時間の場合には温度上昇後2時間以内にふ化がみられた(図110)。温度上昇後にL-onを与えると、その間隔が18時間以上の場合にかぎってL-on後2時間以内にふ化



がみられたが、それ以下の間隔ではふ化しなかった。L-onおよび温度上昇は、ふ化行動を直接解発する信号なのだが、一度これらの信号が与えられると、一定の時間を経過しなければいずれにたいしても反応しない。これは、L-onまたは温度上昇によって始動する測時反応の進行が、ふ化の前提条件となることを示唆している。

### 6.3.3 暗期における温度上昇および低温相における暗→明信号にたいする反応

暗期における温度上昇にたいする反応の変化を、L-onにたいする反応に対応させて述べよう。図33に示したa段階では、L-onにたいすると同様に温度上昇信号にも反応しない。b, c段階では温度上昇信号に反応してふ化行動が解発される。L-offの18時間目以後に温度上昇を与えると、L-off後12~14時間にすでにふ化のピークが現われるが、その後の温度

上昇後にも少数がふ化し、段階dでは温度上昇信号に反応し得ることがわかる。しかし、L-onにたいするほど強い反応ではない。

次に低温相におけるL-onにたいする反応を、温度上昇にたいする反応と対応させてみよう。図83で示した段階hにおいてL-onが与えられると、ふ化行動が解発されるが、その集中度は低く、反応性は低い。段階i、jに至ると、L-onにたいする反応性が高まり、ふ化行動が集中的に解発される。段階kにおいては、温度低下によるふ化のピーク後にL-onを与えると、再び集中してふ化する。kはふ化が抑制された状態で、周期条件下では温度上昇が与えられた場合にふ化する段階であるが、L-onが与えられると、どの場合にもふ化行動が解発されると考えられる。

このように、暗期におけるL-onと温度上昇信号、低温相における温度上昇とL-on信号の効果に著しい類似がみられた。暗期と低温相における時間信号にたいする反応変化の状態

もよく似ており、基本的に同質の測時反応が  
関与しているのではないかと考えられる。

## 7 ふ化行動の解発

行動の時刻を決定するのと同じ信号が、その行動を直接解発する刺激ともなることは、ヒメギスのふ化 (Arai, 1977, 1979 b, c) のほか、アカイエカ Culex pipiens の成虫の運動 (千葉, 1972)、ミカンコミバエの幼虫のとび出し (新井, 1976 a)、ノシメマダラメイガ Plodia interpunctella の成虫の運動 (新井, 1979 d) やコバネヒメギスのふ化 (新井, 未発表) など知られている。しかし、これら二つの反応の相互関係についてはまだ十分に考察されていない。この点についての知見を得るために、ヒメギスのふ化行動を直接解発する L-on や温度上昇刺激からふ化までの時間を詳細に調査した。

### 7.1 実験方法

5分ごとにふ化を観察した以外は、4.1 お

よび 5.1 で述べたのと同様である。

## 7.2 結果

### 7.2.1 暗→明信号刺激によるふ化の解発

ヒメギスの卵を DD から LL に移す (L-on ステップ) と、2 時間以内にふ化する (図 19)。このことは、L-on によってふ化行動が直接解発されることを示しており、L-on 信号はふ化時刻の決定と同時にふ化行動の解発にも関与しているのである。

まず 20℃、15℃において、L-on ステップの下での L-on からふ化までの時間を調べた。15℃では、L-on 後 2 時間以内にふ化した後にはほとんどふ化しなかったが、20℃では、その後とも少数ながら続いてふ化するので、L-on 後 4 時間以内にふ化した個体のみに注目した。

LL への移行後、最もはやくふ化した個体は、20℃での 2 回のくりかえしで、L-on 後 0

～5分および30～35分であった。15℃の3回のくりかえしでは、5～10分、15～20分および20～25分でふ化し、温度が違っても大きな差はなかった。L-onからふ化までの時間の平均は、20℃では  $120.8 \pm 86.06$  分（3個体）と  $126.5 \pm 88.17$  分（5個体）、15℃では  $25.8 \pm 4.71$  分（3個体）、 $80.8 \pm 65.87$  分（6個体）および  $88.7 \pm 40.12$  分（6個体）となり、くりかえしによってその値は変動した。

次に20℃、15℃でLL中にいろいろな長さの暗パルスを与え、L-on後のふ化時間を調べた。20℃でのL-onからふ化までの時間は、暗パルスが12時間の時に最も短くなった（図112）。それより暗パルスが長くなるとふ化までの時間がやや長くなり、24時間以上ではほぼ等しい。暗パルスが12時間より短くなると、ふ化までの時間が急に長くなる。15℃では $\frac{1}{6}$ ～72時間の暗パルスを与えた。ここでもやはり12時間の暗パルスで、L-onからふ化までの時間は最も短く、それより暗パルスが長くても短

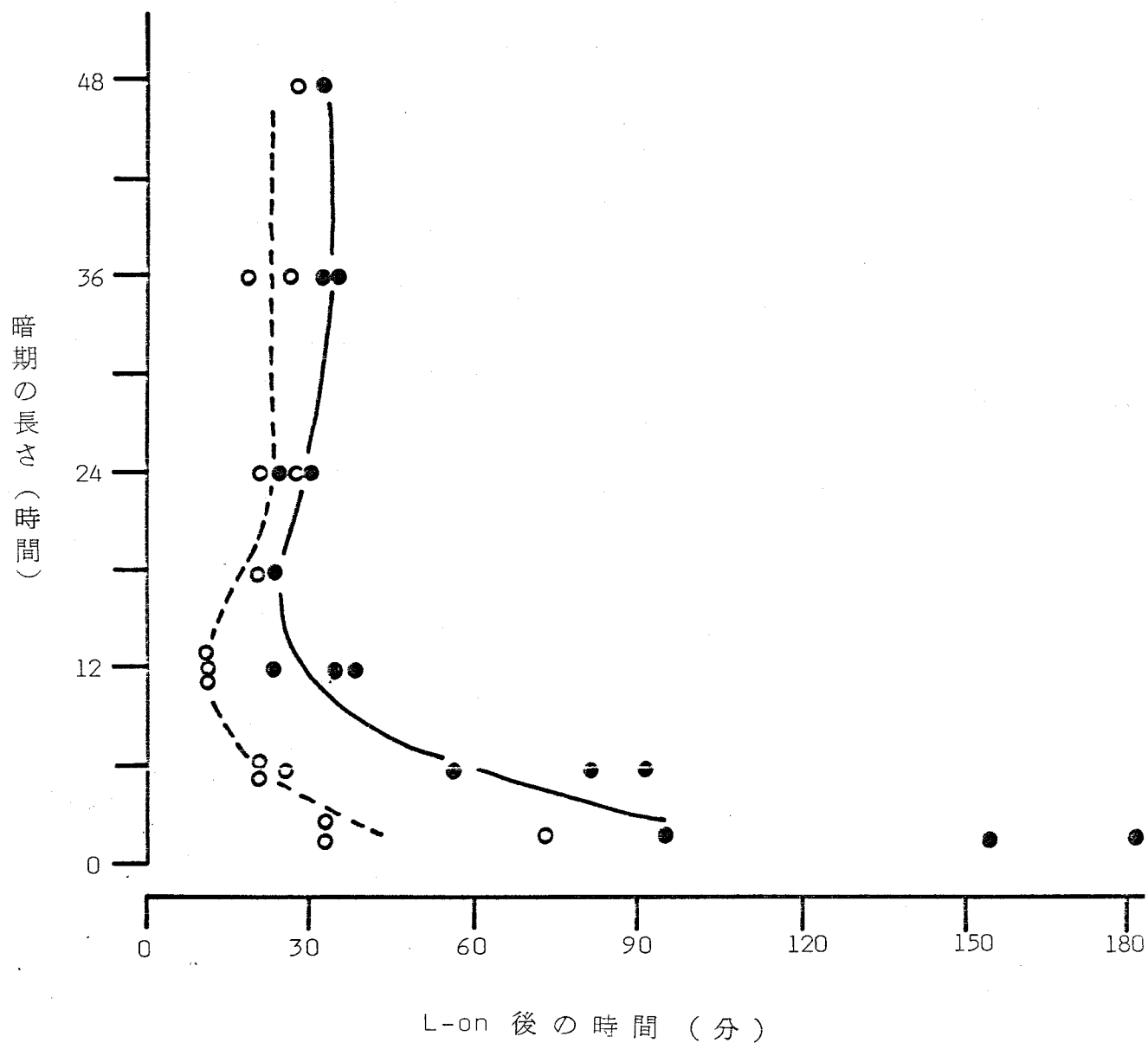


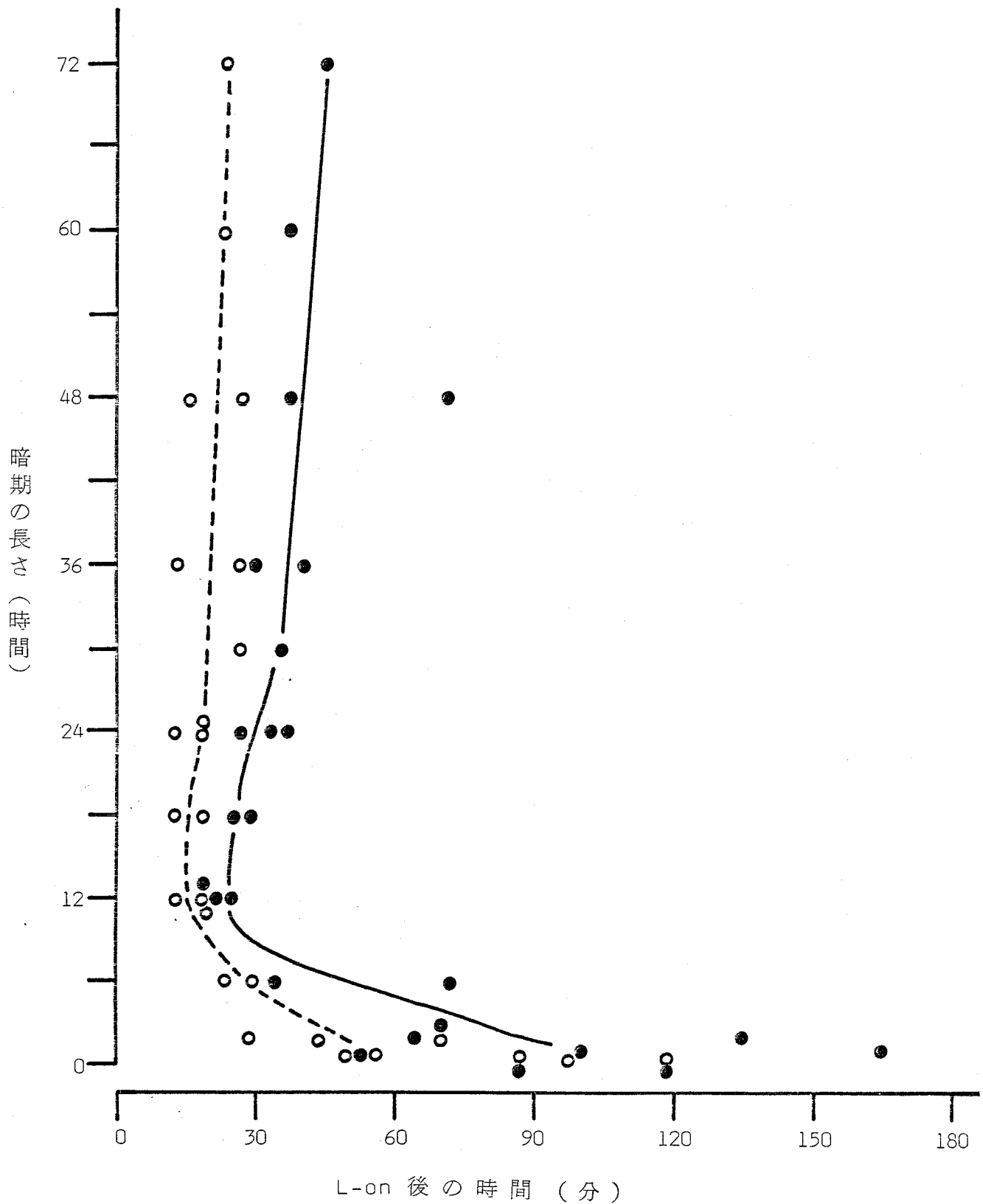
図112 いろいろな長さの暗ハルス (1~48時間) における  
L-onからふ化までの時間 (20°C).  
○: 最初のふ化. ●: 平均.

くても、ふ化が遅れた(図 113)。

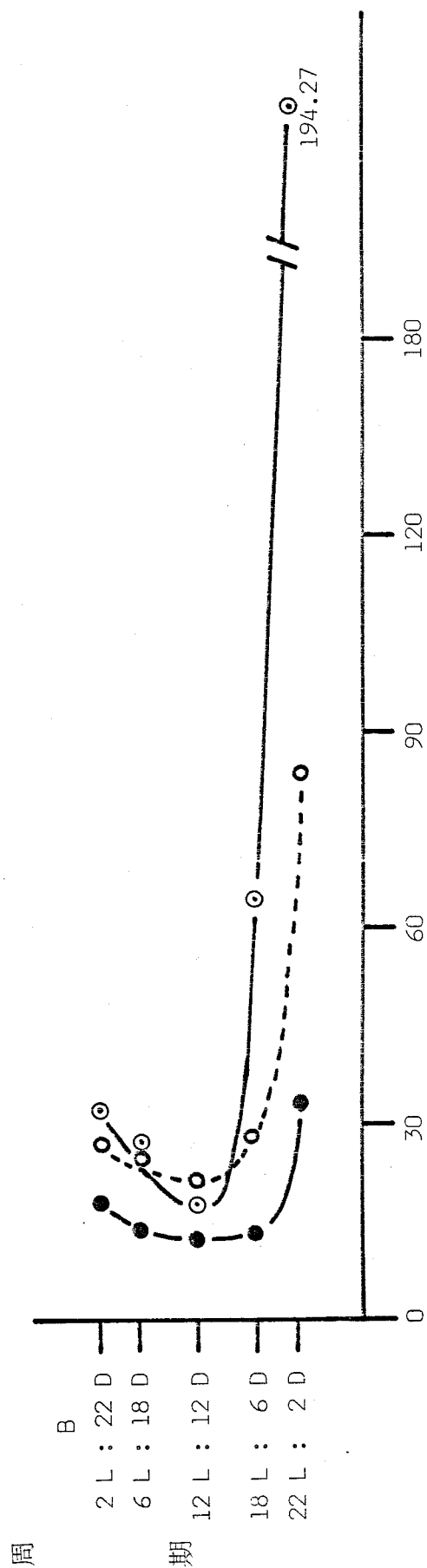
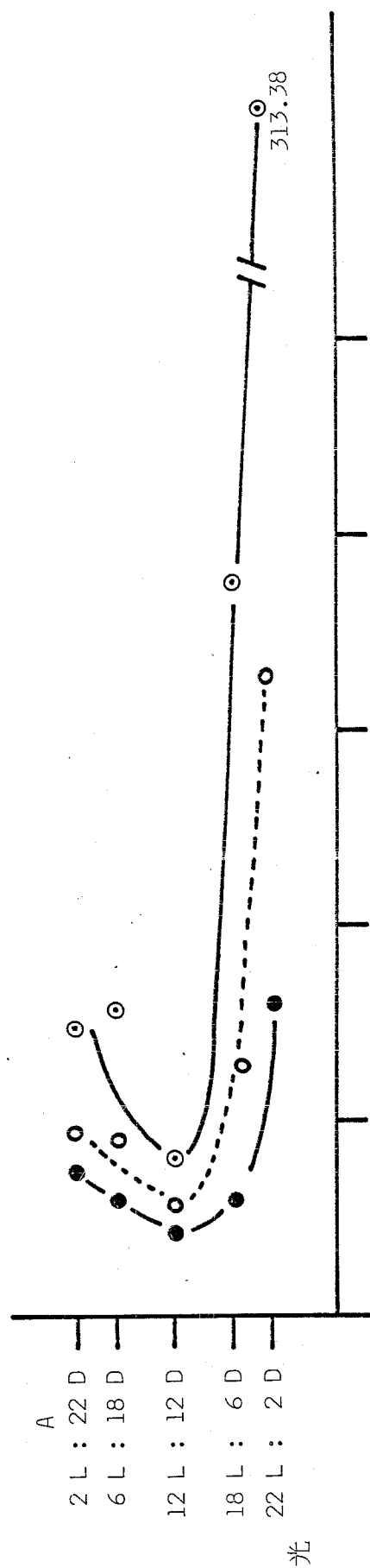
次に  $20^{\circ}\text{C}$  および  $15^{\circ}\text{C}$  において、いろいろな光周期を与え、L-on を基準として、それからふ化までの時間を調べた。1~2 週間ふ化が続いたので、その平均値を示した。ふ化時間は光周期の関数として変化し、その傾向は  $20^{\circ}\text{C}$  と  $15^{\circ}\text{C}$  で同じであった(図 114)。12L:12D で最も早くふ化し、それよりも暗期が長くなるとやや遅れ、暗期が短くなると著しく遅れた。このことは、L-on によってふ化行動が直接解発されるのだが、その過程に L-on 以前の暗期が関与する機構が存在しており、さらにこの機構が測時反応と関連している可能性があることを示している。また、 $20^{\circ}\text{C}$  と  $15^{\circ}\text{C}$  の結果がほぼ等しいことは、この機構の温度補償性を示している。

L-on 刺激のふ化行動の解発には、光の照射時間が重要な影響を与えることが次の事実から推定された。DD 中に 1 時間以下の明パルスを与えると、その後のふ化は少数であり、





四113 いちいちな長さの暗期 (1/2 ~ 72 時間) における L-on から  
 反応までの時間 (15°C)  
 記号の説明は四112を参照.



L-on 後の時間 (分)

図114 光周期条件下でのL-onから入化までの時間. A: 20°C. B: 15°C.  
●: 各処理群で最も早く入化した1匹. ○: 各反復群における最初の入化個体の平均.  
◎: 平均.

かつばらつきが大きい(図21)。明パルスがそれより長くなると、L-on後2時間以内にふ化が集中した。またLLからDDに移し、L-off後2または6時間目に $\frac{1}{4}$ 時間の明パルスを与えても、その直後にほとんどふ化しない(図17)。しかし、2時間の明パルスによって多数がふ化した。すなわち、L-offからL-onまでの時間が同じでも、明パルスの長さによってふ化解放の効果が違う。

しかし、明期の長さがふ化に影響するのは、L-off後6時間以内に限られており、L-off後12時間以後であれば、 $\frac{1}{4}$ 時間の明パルスでもふ化の集中がみられ、L-onによっていったんふ化行動の引きがねが引かれると、光が消えても抑制されない。したがって、L-onによるふ化行動の解放効果は、その時の測時反応の状態によって異なるのである。

### 7.2.2 温度上昇刺激によるふ化の解発

ヒメギスのふ化は、L-onのみでなく温度上昇信号によっても直接解発される(図68)。

L-onの場合と同様、温度上昇信号はふ化時刻の決定にも関与している。温度上昇によるふ化行動の解発については、DD条件下で2時間ごとに調査した結果をすでに述べた(図61、62、63、65、67)。ここでは、この結果の中で特に注目すべき点を指摘しておきたい。

15℃から25℃に移すと(温度上昇ステップ)、温度上昇後2時間以内にふ化が集中し、温度上昇信号によってふ化行動が解発されることがわかる(図68)。25℃中に低温パルスを挿入すると、温度上昇信号によって解発されるふ化のパターンが条件によって異なる。すなわち、2～8時間の範囲内で、低温パルスが長くなるほど、温度上昇からふ化までの時間が短くなる。この傾向は、低温パルスの温度が20℃、15℃、10℃、0℃および-10℃でも

同様であった(図65)。このことは、温度上昇によって解発されるふ化行動に温度低下信号始動の測時反応が影響していることを示している。また低温パルスの温度が低いほど、温度上昇からふ化までの時間が短くなる傾向がみられた。これは、低温パルスの温度そのもの、または温度上昇時の温度差の効果であろうが、そのいずれであるのかは断定しえない。

### 7.3 考察

#### 7.3.1 ふ化行動解発の可逆性

ヒメギスのふ化行動は、L-onや温度上昇によって直接解発される。しかし、そのためには少なくとも $\frac{1}{2}$ ～1時間の明期または高温相が必要で、その前に暗黒または低温にもどされると、ほとんどふ化しない。このことは、L-onまたは温度上昇によってふ化行動が解発

されるまでに可逆的な生理的変化が進行すること示している。L-onまたは温度上昇後 $\frac{1}{2}$ ～1時間以内に再び元の条件にもどされると、一度始動した反応も元にもどる。2時間以後ならば、たとえ暗黒または低温に移されても、解発反応はそのまま進行し、ふ化に至ると考えられる。

### 7.3.2 測時反応とふ化行動との関連性

ふ化の直接解発と測時反応との間には、密接な関連性があるだろう。なぜなら、L-onからふ化までの時間がL-on前の暗期の長さに影響され、また先行する暗パルスの長さによって、L-on後のふ化の集中度が異なるからである。

まず考えられるのが、L-off始動の測時反応との関連性である。この反応が完了する頃にL-onが与えられると、L-onからふ化までの時間が最短となり、それ以前、たとえばL-off後

6 時間以内の L-on では長くなる。また暗パルスが 18 時間より長い場合、L-on からふ化までの時間は、暗パルスの長さにはほとんど関係なく一定になる。すなわち、図 33-A に示した段階 C において、ふ化時間は最も短くなり、段階 b でも d でもそれより長くなる。d では暗期の持続によりふ化が抑制されているため、L-on が与えられればすぐにふ化する定常状態で、暗期の長さにかかわらず、L-on からふ化までの時間が一定になると考えられる。b は L-on が与えられるとそれに反応してふ化できる状態なのだが、L-off から L-on までの時間が長いほど L-on からふ化までの時間が短くなるから、この段階では経時的な変化が進行し、次第に C 段階へと移行するものと考えられる。

次に、L-on 始動の測時反応のみに依存するならば、b 段階は明期が長いほど短くなる（図 33-B, C）。そのため、L-on からふ化までの時間は、L-on に先行する暗期が 12 時間で最短となり、それより短いと非常に長くな

り、長いとやや長くなった。したがって、明暗の周期がくりかえされる条件下においても、ふ化までの時間は L-on 始動の測時反応のみではなく、L-off 始動の測時反応との交互作用によって決定されるのである。

L-off 後のいろいろな時期にいろいろな長さの明パルスを与えた実験から、L-on によるふ化行動の解発には、光の照射時間が重要であることが示された(図17)。また有効照射時間は、L-off 後の時間によって異なった。これは、L-on によるふ化行動の解発機構が、L-off 始動の測時反応と関連していることを示唆している。しかし、L-on 始動の測時反応は、その完了後に次の L-on によってふ化しうる状態を誘導するのであって、光周条件においては二つの L-on 効果(測時開始とふ化行動の解発)が重複して作用する。暗パルスを与えた場合には、L-off 始動の測時反応のみしか作動しないが、光周期のくりかえしでは、L-on および L-off 始動の測時反応の両方が作動し、互いに



関連しあってふ化時刻を決定するのである。

ふ化行動の解発にかかわる反応時間は分単位であり、ふ化時刻を決定する反応は時間単位である。それらがどのように関連しているかは、今後の課題として残されている。

## 8 総合考察

温度や光の変化が自然界に似た周期的変動を示す条件下において、ヒメギスのふ化ピークは24時間の周期であらわれた。しかし、周期条件から恒常条件に移すと、ふ化リズムの持続はみられない。多くの生物で知られている行動時刻の決定における内因リズムの関与が、ヒメギスのふ化においては認められないのである。しかし、ふ化行動が光や温度の刺激で直接解発されるというわけではない。それらの信号によって始動する測時反応の存在が証明された。ヒメギスのこの測時反応の特徴を、他の昆虫と比較し、またその適応的な意義について考察をこころみる。

### 8.1 生物時計の適応的意義

光と温度の周期が一定の位相関係を保っている場合、ヒメギスは夜明け前後にふ化する。

キリギリス (Arai, 1979)、コバネヒメギス、  
タイワンエンマコオロギ、ウリハムシモドキ  
(新井, 未発表)、キジラミの一種 (White,  
1968)、ウタアカミムシ (Minis and Pittendrigh,  
1968) など夜明け頃にふ化する。夜明けは  
一日のうちで湿度が最も高い時間である。ふ  
化した後の乾燥に弱い幼虫にとって、この時  
間帯にふ化するのには生存に非常に有利であろ  
う。

しかし、ふ化時刻は夜明けばかりとはかぎ  
らない。ヘイケボタルは、12L:12Dでは暗期  
中、温度周期の下では低温相中にふ化する  
(新井, 未発表)。またミカンコミバエは、  
産卵からふ化までの温度依存的な発育過程に  
よってふ化時刻が決まり (新井, 1975)、カ  
マドコオロギ Grylloides sigillatus は光周期へ  
の同調はみられない (新井, 未発表)。ヘイ  
ケボタルは、幼虫や成虫の活動時間と同様の  
時間帯にふ化し、また卵は水辺に産まれる。  
ミカンコミバエは果実中に産みこまれ、カマ

ドコオロギは湿った場所に産卵する。そのため、乾燥以外の要因が淘汰圧となり、ふ化の時間帯がそれに応じて異なっているのであろう。

生物をとりまく環境の多くは、24時間の周期で変動している。多くの生物のいろいろな行動時刻の決定に関与しているサーカディアンリズムは、進化の過程で自然選択を通じて形成されたと考えられている。昆虫のふ化、羽化、交尾、活動性などに、広くサーカディアンリズムの関与がみられる (Bünning, 1973; Saunders, 1977, 1978; Beck, 1980)。サーカディアンリズムは固有の周期を持つが、環境の24時間周期にたいして決まった位相関係を保って同調する。この体内時計の機構によって、1日のうちで好適な環境を予測し、生理状態を調節し、活動の準備をととのえることができる。環境要因の働きかけにたいして直接反応せず、内因リズムによって予測と準備がなされることが、生物の生存に有利

であるため、自然淘汰の結果としてサーカディアンリズムが成立したのであろう。

このように多くの生物はサーカディアンリズムによって、環境の日周変化に適応している。しかし、それは唯一の適応法ではない。ヒメギスにおいては、少なくとも外面的には振動性を示さない測時機構が存在しており、それによってふ化時刻が調節されている。

環境の周期は、行動時刻を決定するだけでなく、生存率にも影響する。ヒメギスにおいて、ふ化率にたいする光周期の影響は20℃で特に顕著である。DDやLLの恒常条件ではふ化率がきわめて低いが、光周期を与えると飛躍的に上昇する。温度周期を与えてもふ化率は高まる。これと同じ傾向がキリギリス

(Arai, 1979 a) やコバネヒメギス(新井, 未発表)の卵でも見られる。光や温度の非24時間周期の下でのヒメギスのふ化率は、明暗または高温相と低温相のそれぞれが12時間に近い条件下( $T = 24$ 時間)でふ化率が高まっ

たが、それよりはずれると、ふ化率は低くなる傾向がみられた。このことは、ヒメギスのふ化にたいして、周期条件の  $T=24$  時間が重要な意味を持っていることを示している。ふ化のタイミングそのものが別の機構によっているとしても、生存の背景にはやはりサーカディアン性がかかわっているのかもしれない。

非24時間の光周期の下で飼育したショウジョウバエ D. melanogaster の生存期間は、明期と暗期の合計が24時間で最も長く、それより短くても長くても生存期間は短くなる (Pittendrigh and Minis, 1972)。アオバエ Phormia ternaovae の成虫の生存期間も、光の位相を毎週6時間進めても遅らせても短縮される (Aschoff et al., 1971)。マツノキハバチ Neodiprion sertifer のある系統は、日周期的な変温条件下でのみ発育し、どのような恒温でも発育は不可能である (日高, 田中, 1969)。飼育途中の数日間に、日周的温度変化を与えると、恒温条件の場合よりも発育が

促進することはハスモンヨトウ Spocloptera  
litura (Miyashita, 1971) でも知られてい  
る。

明暗周期や温度周期にさらされると、恒常  
条件では得られない外からの時間信号をてが  
かりとして、生理的な活動を同調させること  
が可能となるため、こうした結果が得られる  
のではないだろうか。

自然界では、明暗と温度の周期の両方が組  
み合わされている。その位相関係がずれると、  
ヒメギスのふ化率が変化した。自然界に近い  
条件、すなわち温度低下後に夜明けのくる処  
理でふ化率が高く、自然界とかけはなれた条  
件下では低くなっており、ふ化に最も適した  
時刻にすみやかにふ化するように、長い進化  
の過程で選択が働いてきたのであろう。また、  
ふ化行動の解発に至る過程において、不適な  
条件の時刻にはふ化しえない状態におかれて  
いると考えられる。

## 8.2 ヒメギスの測時反応の特性

### 8.2.1 サーカディアンリズムとの関係

ヒメギスの卵を周期条件から恒常条件に移すと、ふ化リズムは持続しない。また光周期や温度周期の位相を変えても、すぐに新しい条件に同調してふ化した。また共鳴実験（T実験）を行うと、L-onまたは温度上昇後2時間以内およびL-offまたは温度低下後の一定の時間帯にふ化し、共鳴効果はみられなかった。このような結果が示す限りは、ヒメギスのふ化のタイミングに振動体の関与は認められない。

ヒメギスと同じ科のキリギリスのふ化も周期条件から恒常条件に移すと、リズムは持続しなかった（Arai, 1979 a）。同じキリギリス科のヒメクサキリのふ化パターンはヒメギスと非常によく似ているが、12L:12DからDDへ移すと、約24時間の周期でふ化リズム



が持続し、サーカディアンリズムが関与していると考えられる（新井，未発表）。このような相違は、同種の系統間にもみられる。ウミユスリカ Clunio marinus を 16L:8D から LL 条件に移すと、St. Jean-de Luz の系統では羽化リズムは持続するが、Tromsö の系統では 1 回だけ羽化のピークがみられ、それ以後はリズムが消え、砂時計型の機構が関与していると考えられる（Pflüger and Neumann, 1971）。キイロショウジョウバエの羽化にはサーカディアンリズムが関与している（Brett, 1955; Clayton and Paietta, 1972）。しかし、産卵行動において、明暗周期の下ではそれに同調してピークがみられるが（Rensing and Hardeland, 1967; Gruwez et al., 1972; Allemand, 1976; Fluegel, 1978）、12L:12D の後に恒常薄明の下に移すと、産卵ピークは 1 回みられただけで、それ以後はみられなかった（Fluegel, 1978）。

恒常環境下への移行後にふ化や羽化などの

リズムの持続がみられない場合、現象面からは測時機構は砂時計型のようにみえる。しかし、内因性の体内リズムが存在しており、それは何らかの信号が与えられたときに振動体の振幅が閾値をこえ、それによってふ化や羽化の同時化がおこり、その後信号が再び与えられなければ急激に減衰すると考えるとどうであろうか。また、一つの駆動振動体が自律的に振動し、それに連合した従属振動体が、何らかの信号を与えられたときに、振動が増幅されてふ化や羽化などの現象が現われるとも考えることができる。

現在のところ、ヒメギスのふ化時刻の決定に体内リズムの関与は認められない。しかし、ふ化率が $T=24$ 時間（特に12時間:12時間）を中心に高まることや、卵を周期条件から恒常条件に移行した場合、約24時間ふ化がほとんどみられない時間帯が存在することから、サーカディアンリズムが関与していないとは言いきれない。これは今後に残された非常に

重要な課題の一つである。

### 8.2.2 光または温度の信号によって始動する測時反応

ヒメギスのふ化時刻の決定にサーカディアンリズムは関与していないが、測時機構が存在することは明らかであり、それは光や温度の信号によって始動する。

まず恒温条件におけるいろいろな光条件下での実験結果から、光の信号によって始動する測時反応についてみてみよう。L-offステップ実験から、L-off信号によって始動する測時系の存在が示された。そして、L-off後のいろいろな時間に LL に移すと、L-on に反応しておこるふ化の状態が、先行する暗期の長さによって異なった。このことは、L-off によって始動する測時系の L-on にたいする反応が、時とともに変化することを示している。暗期中における光にたいする反応性が変化すること

は、Lees (1968) の示したヒゲナガアブラムシ Megoura viciae の休眠の測時機構における反応性の変化とよく似ており、光周時計との類似点がみられる。

いろいろな光周期条件下においても、暗期中の L-on 信号にたいする反応性は変化する。

しかし、L-off ステップの場合とは異なり、明期の長さによって反応性が変化した。これは、ふ化時刻を決定する測時反応には、L-off のみでなく L-on も関与するからである。

L-on 信号にたいして反応しないかまたはその反応が低い状態 (a, b) の継続時間は、先行する明期が短いほど長くなると考えられた。このことは、L-off 単一信号によって始動する測時反応のみではなく、L-on 信号によって始動する測時反応の存在を示しており、光周期が存在する条件下では両者がふ化時刻の決定に関与すると考えられる。

いろいろな光周期において、L-on 後 2 時間以内に明確なふ化のピークがみられるほか、

L-off後12～14時間にも少数ながらふ化する。  
後者は、L-off始動の測時反応の支配を受けているに違いない。この場合、L-on始動の測時反応は完了してもふ化を誘発せず、完了後はL-on感受性の状態が保たれていて、L-onによってふ化すると考えられる。

そのため、L-on信号とL-off信号の間隔、すなわち明期の長さによって、ふ化時刻の決定過程におけるL-on始動とL-off始動の測時反応の支配力がやや異なる。明期が短い場合には、L-on始動の測時反応の暗期での継続時間が長く、L-off始動の測時反応にたいする干渉が強くなるため、次のL-onにたいして反応するまでの時間が長くなる。反対に明期が長い場合、L-on→L-offの間隔が長く、L-on始動の測時反応の暗期での継続時間は短く、完了後L-onにたいして反応する状態に移行するため、L-off始動の測時反応にたいする抑制はない。ふ化時刻は、L-onとL-off信号の間隔によって変化する相互作用によって決定されるのであろう。

次に温度信号によって始動する測時反応について考察する。基本的には光の場合と同様であると考えられる。温度低下信号始動の測時反応の存在は、温度低下ステップ実験の結果から示された。また温度上昇信号始動の測時反応の存在は、LLの下での温度周期実験の結果から示唆された。そして、これらの測時反応の進行過程において、温度上昇信号にたいする反応性が時間の経過とともに変化しており、そのありさまは、L-on信号にたいする反応性の変化とよく似ていた。

ふ化時刻は、温度上昇、温度低下のどちらか一方のみによって決まるのではなく、温度上昇と温度低下信号の間隔によって両者の相対的な効果が変化する。この温度の信号によって始動する測時反応は、光によって影響される。温度上昇信号に反応する状態に達した時、たんに光が存在するだけでふ化が解発される。光の信号があらかじめ与えられなくても、温度の信号による測時反応が作動中なら

ば、光の存在そのものが影響をおよぼすと考  
えられる。この影響は、光の強さによって異  
なるが、非常に低い照度で飽和状態に達する。  
このような現象は、ショウジョウバエの羽化  
(Bruce, 1960)、ギリギリス(Arai, 1979a)  
ヤコバネヒメギス(新井, 未発表)のふ化で  
もみられる。

光と温度の信号を組み合わせた条件下では、  
光の信号によって始動した測時反応が、L-on  
信号に反応する状態に達した時、温度上昇信  
号がL-onと同様の効果を与えた。また温度の  
信号によって始動した測時反応が、温度上昇  
信号に反応する状態に達した時、L-onが温度  
上昇信号と同様の効果を与えた。これは、光  
の信号で始動する測時反応と温度の信号で始  
動するそれとの類似性を示すものと考えられ  
る。

光と温度の信号が組み合わされた条件下で  
のふ化パターンは、光または温度の信号によ  
って始動する測時反応のどちらか一方に依存

するのでなく、両方の関与が認められた。  
すなわち、光と温度の信号の間隔および高温相と明期または低温相と暗期のかさなりの程度によって、どちらにより多く依存するかが決まると考えられる。高温相と明期の位相差が大きい処理では、光と温度の信号の両方が関与するが、死亡率は高まる。これは、測時反応が不安定な状態になるためではなからうか。

ヒメギスのふ化には、光と温度の信号で始動する複数の測時反応が作用し、両者の位相関係によってどちらか一方がより支配的になり、ふ化時刻が決定されると考えられる。

### 8.2.3 暗→明と温度上昇、明→暗と温度低下の信号の類似性

光の信号と温度の信号の作用は、非常に似ている。まずL-onと温度上昇の単一信号は、いずれもふ化行動を直接解発する。それだけ



でなく、ともに変化する時刻の決定にも関与しており、L-onあるいは温度上昇およびL-offあるいは温度低下によって始動する測時反応が存在すると考えられる。それぞれの測時反応の進行過程でみられる性質は非常によく似ている。たとえば、光の信号によって始動する測時反応にたいするL-on信号の影響は経時的に変化するが、L-onのかわりに温度上昇信号を与えてもほぼ同様の効果がみられる。

自然界における夜明けに相当する信号はL-onであり、日暮れはL-offである。自然では一般に、夜が明けることはその後の温度上昇を意味しており、夕方から日没には温度が低下する。すなわち、日中は夜間にくらべて高温であり、日中は高温相とほぼ一致する。

L-onと温度上昇、L-offと温度低下信号の働きはまったく同じではないが、温度上昇信号はL-on信号と同様に夜明けの信号として、また温度低下信号はL-off信号と同様に日没の信号としても作動できると考えられる。

## 9 摘要

ヒメギスの卵は休眠して越冬し、弘前では4月下旬から5月にかけてふ化する。そのふ化時刻を決定する環境要因について検討し、次の結果を得た。

1) 光と温度が自然に似た周期を示す条件下では、日の出前後にふ化のピークがみられる。全暗(DD)で温度のみが日周期的に変化する条件では、温度が上昇する頃にふ化した。したがって、光周期と温度周期の両方がふ化時刻の決定に関与する。

2) 光や温度の周期条件から恒常条件へ移行してもふ化リズムは持続しなかった。また周期条件をいろいろな程度で位相変位しても、すぐに新しい周期に同調してふ化した。光と温度の非24時間周期の下でのふ化には共鳴効果はみられなかった。これらのことから、ヒ

メギスのふ化にはサーカディアンリズムが関与していないと考えられた。

3) 全暗 (DD)、全明 (LL) ではふ化は不規則だが、光周期を与えると暗→明 (L-on) 後2時間以内にふ化が集中した。暗期が長いと明→暗 (L-off) 後12~14時間頃を中心に少数がふ化した。これらのことから、ふ化時刻は L-on および L-off によって始動する測時反応によって決定されると考えられる。

4) LL から DD に移すと、L-off 後12~14時間にふ化のピークがみられ、L-off 単一信号によって始動する測時反応が存在する。

5) L-off 始動の測時反応にたいする L-on 信号の影響は経時的に変化する。最初の約2時間以内には L-on にほとんど反応しない。2~6時間には反応性はやや低い。6時間以後は明瞭に反応してふ化する。12~14時間後には、

L-on信号がなくてもふ化する個体もあるが、ふ化しなかった個体は約24時間目まではL-onが与えられなければふ化が抑制され、その後是不規則にふ化する。

6) この経時的変化は、L-on後の明期の長さに影響される。反応の初期には少なくとも2時間の明期がないとふ化しないが、中後期であれば15分でも有効である。

7) L-off始動の測時反応にたいする温度上昇の影響は経時的に変化し、温度上昇はL-onと同様の効果を持つ。

8) 先行する明期が短いほどL-offからL-on信号に反応するまでの時間が長くなるので、L-on始動の測時反応の存在が示唆された。

L-on始動の測時反応は、明期の持続により、20～24時間で完了し、ふ化に至る場合と、ふ化が抑制される場合がある。

9) L-on 後の 1 時間以内には L-off 信号が与えられると、L-on 始動の測時反応は出発点にもどる。1 時間目以後には L-off 信号が与えられると、測時反応は暗期中もひき続いて進行する。

10) 照度差が十分であれば、照度上昇は L-on、照度低下は L-off と同様の効果がある。

11) 温度周期 (25℃ : 15℃) において、DD では低温相が長い場合には温度低下後 12 時間頃および温度上昇頃、低温相が短いと温度上昇頃にふ化が集中した。LL では、低温相が長い処理ほど温度低下からふ化のピークまでの時間が長くなった。このことから、温度上昇と温度低下の両方がふ化時刻の決定に関与すると考えられる。また光の有無でふ化時刻が異なった。

12) 温度低下単一信号を与えると、DD では温度低下後 10 ~ 12 時間、LL では温度低下

後6時間前後にふ化のピークがみられた。このことは、温度低下信号始動の測時反応の存在と、それにたいする光の影響を示している。

13) 温度低下信号始動の測時反応にたいする温度上昇の影響は経時的に変化する。温度低下後約2時間以内には温度上昇にほとんど反応しない。2~6時間ではある程度の反応がみられる。6時間目以後は明瞭に反応する。始動後2時間目以後は光感受性が強く、光の存在だけでふ化が誘発される。

14) 上述の測時反応の初期には、高温が少なくとも2時間持続しないと、温度上昇によるふ化はみられないが、中後期には30分の高温でも有効である。

15) 温度低下始動の測時反応にたいする L-on と温度上昇信号の効果は同様である。またその測時反応にたいする L-on、L-off の影響

は経時的に変化する。

16) 温度低下始動の測時反応にたいする温度低下信号の効果は経時的に変化し、温度上昇によるものと同様の経過を示した。

17)  $0^{\circ}\text{C}$  および  $-10^{\circ}\text{C}$  でも測時反応の停止または遅延はみられなかった。しかし、低温が12時間を超える処理では、測時反応が始動した個体は死亡する。

18) 温度周期の低温相中の温度上昇信号の効果において、高温相が短いほど温度低下から温度上昇に反応するまでの時間が長くなり、温度上昇信号始動の測時反応の存在が示唆された。

19) 温度上昇後1時間目以内に温度低下が与えられると、測時反応は出発点にもどる。それ以後には低温相に移行してもひき続いて

進行し完了する。低温相での反応進行中には温度上昇には反応しない。この測時反応の完了後、DDではふ化が抑制され温度上昇によってふ化する。LLでは完了時にふ化する。

20) 温度信号によって始動する測時反応には、明暗のみでなく、照度の差異も微妙な影響を与える。

21) 光周期と温度周期をいろいろな位相で組み合わせると、交互作用がみられ、その状況は、明相と暗相、高温相と低温相の長さや温度レベル、温度差をかえても、基本的にはほぼ同様であった。

22) 光周期または温度周期のいろいろな位相点に、温度や光の単一信号を挿入すると、位相点によって温度や光の信号の影響が異なった。



23) 光や温度の信号で始動する測時反応には、温度補償性がみられた。

24) L-on と L-off または温度上昇と温度低下によって始動する測時反応が相互に独立に作動するが、それらの位相関係がふ化時刻を決めると考えられる。

25) L-on からふ化までの時間は、L-on 前の暗期の長さによって異なり、L-off 始動の測時反応がふ化行動の解発に影響することが示唆された。

26) L-on および温度上昇は、ふ化行動を直接解発する効果をおよぼす。しかし、ふ化するまでには、ある一定の明期または高温相の持続が必要である。

27) 25℃ 恒温ではほとんどふ化しないが、適当な時期にふ化可能な条件に移すとすぐに

ふ化するから、ふ化直前でふ化行動の解発が抑制されると考えられる。20℃でのふ化率は光周期の影響を受け、15℃ではLL以外では90%以上ふ化した。光または温度の24および非24時間周期でのふ化率は、明期と暗期または高温相と低温相の合計が24時間の近辺で高まり、それからはずれると低くなる傾向があった。

28) 光周期と温度周期の位相関係が自然界の条件からはずれると、ふ化率は低くなる。

29) ヒメギスのふ化時刻の決定には、内因性のリズムの関与は認められなかった。しかし、L-on、L-off、温度上昇および温度低下信号によって始動する測時反応が、ふ化時刻を決定している。その測時反応の性質およびこの生物時計が生態的にどういう意義があるかについても考察した。

## 10 引用文献

- 1 Allemand, R. ( 1976 ) Influence de modifications des conditions lumineuses sur les rythmes circadiens de vitellogenese et d'ovulation chez Drosophila melanogaster. J.Insect Physiol., 22:1075-1080.
- 2 新井哲夫 ( 1975 ) ミカンコミバエの生活史にみられる日周リズム. 応動昆, 19: 253-259.
- 3 ————— ( 1976 a ) ミカンコミバエの幼虫とび出し行動の日周期性に対する光と温度の影響. 応動昆, 20: 9-14.
- 4 ————— ( 1976 b ) ミカンコミバエの羽化の日周期性に対する温度と光の周期の影響. 応動昆, 20: 69-76.
- 5 ————— ( Arai, T. ) ( 1977 ) Effects of the daily cycle of light and temperature on hatchability and hatching time in Metrioptera hime Furukawa (Orthoptera; Tettigonidae). Kontyu, 45:107-120.
- 6 ————— ( 1979 a ) Effects of daily cycles of light and temperature on hatching in Gampsocleis buergeri de Hann (Orthoptera; Tettigonidae). Jap.J.Ecol., 29:49-55.

- 7        ————— ( 1979 b ) Effects of light-on and light-off  
on the hatching time in Metrioptera hime Furukawa  
(Orthoptera;Tettigonidae). Kontyû,47:66-77.
  
- 8        ————— ( 1979 c ) Effects of temperature shifts on  
the hatching time in Metrioptera hime Furukawa (Orthoptera;  
Tettigonidae). Kontyû,47:517-529.
  
- 9        ————— ( 1979 d ) ノシメマダラメイガの  
諸行動の日周期性に対する光周期の影響.  
日生態, 29: 273-279.
  
- 10       Aschoff, J. ( 1960 ) Exogenous and endogenous components  
in circadian rhythms. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.,  
25:11-28.
  
- 11       —————, Saint Paul, U. von and Wever, R. ( 1971 )  
Die Lebensdauer von Fliegen unter dem Einfluss von Zeit-  
verschiebungen. Naturwiss,58:574.
  
- 12       Bateman, M. A. ( 1955 ) The effect of light and temperature  
on the rhythm of pupal ecdysis in the Queensland fruit-  
fly, Dacus (Strumeta) tryoni (Frogg.). Aust.J.Zool.,  
3:22-33.
  
- 13       Beck, S. D. ( 1962 ) Photoperiodic induction of diapause  
in an insect. Biol. Bull.,122:1-12.
  
- 14       ————— ( 1980 ) Insect photoperiodism. 2nd ed.  
Academic Press, 387pp.
  
- 15       Bentley, E. W., Gunn, D. L. and Ewer, D. W. ( 1941 )  
The biology and behavior of Ptinus tectus Boie. (Coleoptera,  
Prinidae) a pest of stored products. 1. The daily rhythm of  
locomotor activity, especially in relation to light and  
temperature. J.Exp.Biol.,18:182-195.

- ※16 Boyce, A. M. ( 1934 ) Hilgardia, 8:363-579. "Biology of fruit flies." Christenson and Foote ( 1960 ), Ann. Rev. Entomol., 5:171-192. より引用.
- 17 Brett, W. J. ( 1955 ) Persistent diurnal rhythmicity in Drosophila emergence. Ann. ent. Soc. Am., 48:119-131.
- 18 Bruce, V. G. ( 1960 ) Environmental entrainment of circadian rhythms. In "Biological clocks", Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 25:29-48.
- 19 Bünning, E. ( 1959 ) Zur Analyse des Zeitsinnes bei Periplaneta americana. Z. Naturf., 14b:1-4.
- 20 ————— ( 1973 ) The physiological clock. ( First published in 1958 ). ( Third english edition ).
- 21 千葉喜彦 ( 1972 ) 蚊の日周リズムとくにその内因性. 動雑, 81:91-110.
- 22 ————— ( 1975 ) 生物時計. 岩波. 244pp.
- 23 Clayton, D. L. and Palletta, J. V. ( 1972 ) Selection for circadian eclosion time in Drosophila melanogaster. Science, Wash., 178:994-995.
- 24 Cloudsley-Thompson, J. L. ( 1953 ) Studies on diurnal rhythms. III. Photoperiodism in the cockroach Periplaneta americana (L.). Ann. Mag. Nat. Hist., 6:705-712.
- 25 Edwards, D. K. ( 1964 ) Activity rhythms of lepidopterous defoliators. II. Halisidota argentata Pack. (Arctidae), and Nepytia phantasmaria Sthr. (Geometridae). Can. J. Zool., 42:939-958.

- 26 Fluegel, W. ( 1978 ) Oviposition rhythm of individual Drosophila melanogaster. Experientia,34:65-66.
- ※ 27 Goryshin, N. I. and Kozlova, R. N. ( 1967 )  
Thermoperiodism as a factor in the development of insects.  
Zhur.obshch.Biol.,28:278-288. (In Russian). "Insect  
clocks" Saunders, D. S. ( 1976 ) より引用.
- 28 Gruwez, G., Hoste, C., Lints, C. V. and Lints, F. A.  
( 1972 ) Oviposition rhythm in Drosophila melanogaster  
and its alteration by a change in the photoperiodicity.  
Experientia,27:1414-1416.
- 29 Harker, J. E. ( 1956 ) Factors controlling the diurnal  
rhythm of activity in Periplaneta americana L. J.exp.  
Biol.,33:224-234.
- 30 日高敏隆・田中英一 ( 1969 ) 昆虫の温  
周性. 動雑, 78: 403. (講演要旨).
- 31 Kalmus, H. ( 1938 ) Tagesperiodisch verlaufende Vorgänge  
an der Stabhueschrecke (Dixippus morosus) und ihre  
experimentelle beeinflussung. Z.vergl.Physiol.,  
25:494-508.
- 32 Lees, A. D. ( 1968 ) Photoperiodism in insects. In  
"Photophysiology" vol.IV. 47-137.
- 33 Masaki, S. and Kikukawa, S. ( 1981 ) The diapause clock  
in a moth: response to temperature signals. In "Biological  
clocks in seasonal reproductive cycles", 101-112.

- ※34 McPhail, M. and Bliss, C. I. ( 1933 ) U.S.Dept.Agric.  
Ciric. NO.255,241pp. "Biology of fruit flies." Christenson  
and Foote ( 1960 ), Ann.Rev.Entomol.,5:171-192. より引用.
- 35 Menaker, M. and Gross, G. ( 1965 ) Effects of fluctuating  
temperature on diapause induction in the pink bollworm.  
J.Insect Physiol.,11:911-914.
- 36 Minis, D. H. and Pittendrigh, C. S. ( 1968 ) Circadian  
oscillation controlling hatching: its ontogeny during  
embryogenesis of a moth. Science, Wash.,159:534-536.
- 37 Miyashita, K. ( 1971 ) Effects of constant and alternating  
temperatures on the development of Spodoptera litura F.  
(Lep. Noctuidae). Appl.Ent.Zool.,6:105-111.

38 森主一 ( 1943 a ) うみしゃボテン  
Cavernulavia obesa Valenciennes の日週期活動  
I. 自然状態に於ける観察, 動雑, 55: 285-291.

39 ——— ( 1943 b ) うみしゃボテン  
Cavernulavia obesa Valenciennes の日週期活動  
II. 恒暗、恒明状態に於ける活動, 動雑, 55:  
247-253.

40 ——— ( 1944 a ) うみしゃボテン  
Cavernulavia obesa Valenciennes の日週期活動  
III. 光による活動の制御 (1), 動雑, 56: 1-5.

- 41 ——— (1944 b) ウミシャボテン  
Cavernularia obesa Valenciennes の日週期活動  
IV. 冬季に於ける活動の観察. 動雑, 56: 6-10.
- 42 ——— (1944 c) ウミシャボテン  
Cavernularia obesa Valenciennes の日週期活動  
V. 冬季に於ける恒明及恒暗状態下の活動  
と水温の影響. 動雑, 56: 11-15.
- 43 ——— (1944 d) ウミシャボテン  
Cavernularia obesa Valenciennes の日週期活動  
VI. 自律周期の解析 (1). 動雑, 56: 16-20.
- 44 ——— (1944 e) ウミシャボテン  
Cavernularia obesa Valenciennes の日週期活動  
VII. 光反応の終夜変化. 動雑, 56: 21-24.
- 45 ——— (1945) ウミシャボテン Cavernularia obesa Valenciennes の自律日週期活動.  
京大生理生態, 19: 1-21.



- 46 ——— (1947) ウミシャボテン Cavernularia  
obesa Valenciennes の日週期活動 IX. 長期恒暗  
状態下の活動. 生理生態, 1: 8-14.
- 47 ——— (1948) ウミシャボテン Cavernularia  
obesa Valenciennes の日週期活動 X. 活動を制  
御する 2 種類の刺激. 生理生態, 2: 34-38.
- 48 ——— (1949) ウミシャボテン Cavernularia  
obesa Valenciennes の日週期活動 XI. 光による活  
動の制御 (2). 生理生態, 3: 32-37.
- 49 ——— (1950) ウミシャボテン Cavernularia  
obesa Valenciennes の日週期活動 XII. 結論—  
環境, 行動, 体内生理状態の連関をめぐ  
る問題. 生理生態, 4: 12-20.
- 50 ——— (Mori, S.) (1960) Influence of environmental  
and physiological factors on the daily rhythmic activity  
of a sea-pen. In "Biological clocks", Cold Spring Harbor  
Symp. Quant. Biol., 25: 333-344.
- 51 ———, 高田 亘啓 (1956) ウミシャボテン  
Cavernularia obesa Valenciennes の日週期活動  
XIII. 体液中のアンモニア量の週期的変化. 動雑, 65: 1-3.

- 52        ————, ———— ( 1957 ) うみシャボテン  
Cavernularia obesa Valenciennes の日週期活動  
 XIV. 体液中の アンモニア 量の週期的変化  
 (2). 動 物 誌, 66: 6-10.
- 53        ———— ( Mori, S. ) and Tanase, H. ( 1973 ) Studies on  
 the daily rhythmic activity of the sea-pen, Cavernularia  
obesa Valenciennes. . Ontogenic development of the daily  
 rhythmic activity. Publ.Seto Mar.Biol.Lab.,20:455-467.
- 54        Moriarty, F. ( 1959 ) The 24-hr of emergence of Ephestia  
kuhniella Zell. from the pupa. J.Insect Physiol.,3:357-366.
- 55        Nayar, J. K., Samarawickrema, W. A. and Sauerman, D. M. Jr.  
 ( 1973 ) Photoperiodic control of egg hatching in the  
 mosquito Mansonia titillans. Ann.Entomol.Soc.Am.,  
 66:831-835.
- 56        Palmer J. D. ( 1976 ) An introduction to biological  
 rhythms. 375pp.
- 57        Pflüger, W. and Neumann, D. ( 1971 ) Die Steuerung einer  
 gezeitenparallelen Schlupfrhythmik nach dem Sanduhr-Prinzip.  
 Oecologia,Berl.,7:262-266.
- 58        Pittendrigh, C. S. ( 1958 ) Perspectives in the study of  
 biological clocks. In "Perspectives in marine biology",  
 239-268.
- 59        ———— ( 1960 ) Circadian rhythms and the  
 circadian organization of living systems. In "Biological  
 clocks", Cold Spring Harbor Symp.Quant.Biol.,25:159-184.

- 60        \_\_\_\_\_ ( 1966 ) The circadian oscillation in  
Drosophila pseudoobscura pupae: a model for the  
photoperiodic clock. Z.Pflanzenphysiol.,54:275-307.
- 61        \_\_\_\_\_ and Bruce, V. G. ( 1959 ) Daily rhythms  
as coupled oscillator systems and their relation to  
thermoperiodism and photoperiodism. In "Photoperiodism  
and related phenomena in plants and animals". 475-505.
- 62        \_\_\_\_\_ and Minis, D. H. ( 1972 ) Circadian  
systems: longevity as a function of circadian resonance  
in Drosophila melanogaster. Proc.Nat.Acad.Sci.U.S.A.,  
69:1537-1539.
- 63        Rensing, L. and Hardeland, R. ( 1967 ) Zur Wirkung der  
circadian Rhythmik auf die Entwicklung von Drosophila.  
J.Insect Physiol.,13:1547-1568.
- 64        Riddiford, L. M. and Johnson, L. K. ( 1971 ) Synchroniza-  
tion of hatching of Antheraea pernyi eggs. Proc.XIIIth int.  
Congr. Ent.Moscow 1968,1:431-432.
- 65        Roberts, S. K. de F. ( 1960 ) Circadian activity in  
cockroaches. 1. The freerunning rhythm in steady-state.  
J.cell.Comp.Physiol.,55:99-110.
- 66        \_\_\_\_\_ ( 1960 ) Circadian activity in  
cockroaches. 2. Entrainment and phase-shifting. J.cell.  
Comp.Physiol.,59:175-186.
- 67        Saunders, D. S. ( 1973 ) Thermoperiodic control of  
diapause in an insect: theory of internal coincidence.  
Science, Wash.,181:358-360.
- 68        \_\_\_\_\_ ( 1977 ) An introduction to biological  
rhythms. 170pp.

- 69        \_\_\_\_\_ ( 1978 ) Internal and external coincidence  
and the apparent diversity of photoperiodic clocks in  
the insects. J.comp.Physiol.,127:197-207.
- 70        \_\_\_\_\_ ( 1982 ) Insect clocks. (2nd edition),409pp.
- 71        Scott, W. N. ( 1936 ) An experimental analysis of the  
factors governing the hour of emergence of adult insects  
from their pupae. Trans.R.ent.Soc.Lond.,85:303-329.
- 72        Sweeney, B. M. ( 1973 ) Rhythmic phenomena in plants.  
2nd printing ( 1st printing 1969 ), 147pp.
- 73        \_\_\_\_\_ and Hastings, J. W. ( 1960 ) Effects of  
temperature upon diurnal rhythms. In "Biological clocks",  
Cold Spring Harbor Symp.Quant.Biol.,25:87-102.
- 74        Tanaka, S. ( 1961 ) Studies on the rhythmicity of  
hatching in silkworm eggs, Bombyx mori L. J.Fac.Text.Sci.  
Technol.Shinshu Univ.Ser.E, Agric.Seic.,5:69-123.
- 75        White, T. C. R. ( 1968 ) Hatching of eggs of Cardiaspina  
densitexta (Homoptera,Psyllidae) in relation to light and  
temperature. J.Insect Physiol.,14:1847-1859.
- 76        Zimmerman, W. F., Pittendrigh, C. S. and Pavlides, T.  
( 1968 ) Temperature compensation of the circadian  
oscillation in Drosophila pseudoobscura and its entrainment  
by temperature cycles. J.Insect Physiol.,14:669-684.

(※:間接引用)